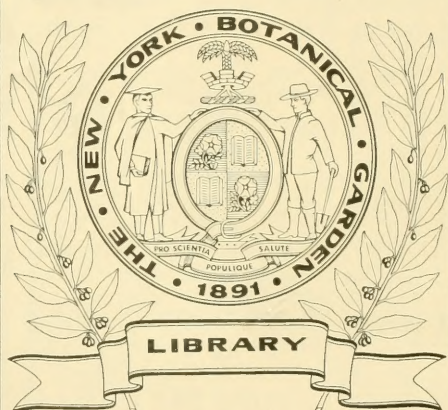


XM
.03

vol. 26-27
1921-1922



80
L34

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XXVI. Band

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1921

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XXVI. Band

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1921

Alle Rechte vorbehalten

Inhalt

I. Abhandlungen

Hauser, Walther , Osteologische Unterscheidungsmerkmale der schweizerischen Feld- und Alpenhasen. (<i>Lepus europaeus</i> Pall. und <i>Lepus medius varronis</i> Miller.)	Seite 32—108
Lakon, Georg , Die Weißbrandpanaschierung von <i>Acer Negundo</i> I.	271—284
Oebliker, Friedrich , Vererbungsversuche an <i>Oenothera</i> I. <i>Oenothera</i> Cocke- relli Bartlett und ihre Kreuzungen	1—31
Pap, Endre , Über Vererbung von Farbe und Zeichnung bei dem Kaninchen	185—270
Schiemann, Elisabeth , Genetische Studien an Gerste. I. Zur Frage der Brüchigkeit der Gerste	108—143

II. Kleinere Mitteilungen

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft	298
Ernst, Alfred , Apogamie oder dauernde Parthenogenesis?	144—160
Goldschmidt, Richard , Zur quantitativen Auffassung multipler Allelomorphe	285—287
Prell, Heinrich , Reine Kette, Genospezies und Stirps	287—294
Winge, Ö. , Ad. R. Walthers Kritik von Johs. Schmidts Arbeiten über die Vererbung quantitativer Eigenschaften	294—298

Sammelreferat

Alverdes, Friedrich , Die neuen Towerschen Versuche an <i>Leptinotarsa</i> zur Lösung des Artbildungsproblems	161—174
---	---------

III. Referate

Alverdes, F. , Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Sper- matozoen von <i>Cyclops</i> nach der Befruchtung (Autoreferat)	301
Bucura, Prof. Dr. C. , Über Hämphilie beim Weibe (Lenz)	299
Fruwirth, C. , Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen (Nilsson- Ehle)	175
Gottschick, F. , Steinheim a. A. (Württemberg), Die Umbildung der Süß- wasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen (Franz)	182

Haecker, V., Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik) (Alverdes)	Seite 302
Haecker, V., Über die Ursachen regelmäßiger und unregelmäßiger Vererbung (Alverdes)	302
Haecker, V., Über weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der Mendelforschung (Alverdes)	302
Hertwig, Paula, Haploide und diploide Parthenogenese (Baltzer)	180
Just, G., Der Nachweis von Mendel-Zahlen bei Formen mit niedriger Nachkommenschaft (Alverdes)	308
Kronacher, C., Allgemeine Tierzucht (Baur)	176
Levy, F., Die Kernverhältnisse bei parthenogenetischen Fröschen (Baltzer)	176
Lundborg, Prof. Dr. H., Hereditary transmission of genotypical deafmutism (Lenz)	299
Mohr, O. L. u. Wriedt, Chr., A new type of hereditary brachyphalangy in man (Lenz)	300
Morgan, Th. H., The physical Basis of Heredity (Nachtsheim)	176
Plate, L., Bemerkungen über die deszendenztheoretische Bewertung der Umwandlungen von <i>Planorbis multiformis</i> (Franz)	182
Poll, H., Mischlingsstudien VIII. Pfaumischlinge, nebst einem Beitrag zur Kern-Erbträger-Lehre (Alverdes)	310
Reinke, J., Kritik der Abstammungslehre (Baur)	178
Stackman, E. C., Parker, J. H. and Piemeisel, J. F., Can biologic forms of stem rust on wheat change rapidly enough to interfere with breeding for rust resistance? (Pease)	179
Vogt, Basel, Vererbter Hydrophthalmus beim Kaninchen (Autoreferat)	312

Vererbungsversuche an *Önotheren* I.

Oenothera Cockerelli Bartlett und ihre Kreuzungen.

Von Friedrich Oehlkers.

(Eingegangen am 11. November 1920.)

In der „Gruppenweisen Artbildung“ führt de Vries drei Arten von *Önotheren* als isogam an: *Oe. Hookeri*, *Oe. Cockerelli* und *Oe. strigosa*. Nach den Untersuchungen von Renner trifft das mit Sicherheit nur für *Oe. Hookeri* zu. Vorläufige Versuche, die Renner mit den beiden andern Arten vorgenommen hat, lassen erkennen, daß es sich hier um heterogam-heterozygotische Formen handelt, der *Oe. muricata* analog. In der folgenden Arbeit soll eine genauere Komplexanalyse der *Oe. Cockerelli* gegeben werden sowie einige weitere Resultate aus Kreuzungsversuchen der *Cockerelli* mit anderen *Önotheren*arten.

Das Material für meine Versuche erhielt ich durchweg von Renner, der mir zum Teil auch Samen von eigenen Kreuzungen überlassen hat. Alle vor 1919 hergestellten Kreuzungen stammen von Renner: 1919 wurden die Kreuzungen von mir hergestellt und die Pflanzen in den Jahren 1919 und 1920 von mir aufgezogen. Renner hat das Material von *Oe. Cockerelli*, *Hookeri*, *strigosa* und *suaveolens* von de Vries erhalten, die Samen von *Oe. Lamarckiana* (es wurde nur die weißnervige verwandt) von Heribert-Nilsson, *Oe. biennis* ist die von Renner mehrfach analysierte Münchner Form und *Oe. muricata* die ebenfalls von Renner benutzte, von v. Goebel am Lido gesammelte Art. Meine Ergebnisse in bezug auf *Oe. Cockerelli* sind also mit denen von de Vries vergleichbar. — Das Verfahren bei der Aufzucht entspricht dem von Renner in seinen „Versuchen über die gametische Konstitution der *Önotheren*“ angegebenen.

SEP 26 1921

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Professor Renner, der mich in die Vererbungstheorie, insbesondere in das Önotherenproblem einführte, für alle seine Mühe meinen herzlichen Dank sagen. Ferner bin ich Herrn Geheimen Rat Professor v. Goebel für die Ermöglichung meiner Arbeiten im Institut und die freimütige Überlassung von Gartenland zur Aufzucht meiner Kulturen zu großem Danke verpflichtet.

I. Beschreibung des Ausgangsmaterials.

A. *Oenothera Cockerelli*.

Beschreibung und Abbildung der *Oe. Cockerelli* findet sich in der „Gruppenweisen Artbildung“ von de Vries (1913, S. 56, 114 u. 115). Es sollen hier nur ihre wichtigsten Merkmale angegeben werden (vergl. Fig. 1).

Bei einigermaßen früher Aussaat läßt sich die *Oe. Cockerelli* leicht einjährig zur Stengel- und Blütenbildung bringen. Sie besitzt eine kräftige, breite Rosette, deren Blätter leicht gebuckelt sind. Die Stengelblätter sind schmaler und haben eine in den Stiel verlaufende Spreite. Die Spitzen der Blätter wie der Brakteen sind seitlich nach der gleichen Richtung abgebogen, so daß die Rosette und der wachsende Gipfel von oben betrachtet eigentümlich gedreht erscheinen. Der Stengel ist einjährig etwa 140—150 cm hoch, fein und weich behaart, mit Anthokyan in den schwachen Haarbasen, gegen den Gipfel zu etwas rot überlaufen. Die Brakteen sind schmal und gewellt und abgesehen von der seitlichen Ausbiegung am Gipfel auch nach außen ausgebogen: der Gipfel scheint sich daher oben etwas zu verbreitern. Die Grundseitensprosse sind kräftig, plagiotrop und weit ausladend: in halber Höhe finden sich zahlreiche aber schwache und radiäre Seitensprosse. Die Blüten sind sehr klein, die Länge der Kronblätter beträgt 15—17 mm. Die Kelchblätter sind rein grün, vielfach an der Spitze zusammenhaftend, so daß keine vollständige Öffnung der Blüte erreicht wird. Die Antheren sind arm an Pollen: neben den leeren Pollenkörnern finden sich zwei, der Größe nach unterscheidbare, Typen von Körnern: aktive und inaktive (s. Tabelle 2). Der Griffel endigt zwischen den Antheren, seine Länge beträgt durchschnittlich 44 mm. Die Länge der Kelchröhre mißt etwa 36 mm (es wurde gemessen vom oberen Rande des Fruchtknotens bis zur Umbiegung der Kelchblätter an der geöffneten Blüte). Die Früchte sind grün und kräftig und enthalten etwa 200 Samen, klein und 98—99% keimhaltig.

B. Die Beschreibung der übrigen zu Kreuzungen verwandten Arten
findet sich bei Renner 1917, S. 158—164 und bei de Vries 1913,
S. 55—56.



Fig. 1. *Oe. Cockerelli* auf der Höhe der Blüte. Der beigegebene Maßstab beträgt 1 m, jeder einzelne Abschnitt 10 cm.

II. Beschreibung der Kreuzungen.

A. F_1 -Generationen.

1. *Oe. (Cockerelli* \times *suaveolens*).

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 89% keimhaltig.

Keimlinge schwächlich, gelblich und äußerst empfindlich gegen Botrytis. Von 50 Keimpflanzen nur 15 hochgebracht. Sie wuchsen zu-

nächst schlecht, später kräftiger, blieben aber bis ins Alter gelblich. Keinerlei Rosettenbildung: weder Blätter noch Brakteen zeigen eine Spur der *Cockerelli*-Drehung. Die Höhe beträgt ausgewachsen 90—120 cm. Der Stengel ist rauh behaart und rot getupft¹⁾; wenige, verhältnismäßig sperrige Seitenzweige, keine Grundseitenzweige. Größe der Blätter 12—14 : 3—5 cm: das Maximum der Blattbreite liegt an der Basis der Blätter (wesentliches Merkmal von *flavens*). Die Knospen sind rein grün. Größe der keilförmigen Kronblätter 20—22 mm. Länge der Kelchröhre 28—30 mm. Länge des Griffels 41—43 mm. Die Antheren öffnen sich früh und sind reich an Pollen. Im Herbst ist die Spitze des Stengels rot überlaufen. Die Früchte sind grün, groß und kräftig (vergl. Fig. 2).

2. *Oe. (suaveolens × Cockerelli)*.

Hergestellt 1917, aufgezogen 1920. Samen zu 95% keimhaltig.

35 Pflanzen ausgepflanzt. Diese sind, wie zu erwarten, zweiförmig: *flavens × Cockerelli* und *albicans × Cockerelli*.

a) 30 Pflanzen *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis*²⁾.

Große kräftige Pflanzen, Höhe einjährig ausgewachsen 160—170 cm, Stengel leicht rot überlaufen, kein Anthokyan in den Haarbasen. Belaubung rein grün. Blätter mit typischem *flavens*-Maximum wie reziprok: Größe der Blätter 15—17 : 5 cm. Brakteen glatt, ganz schwache *Cockerelli*-Drehung. Blüten intensiv gelb, glockenförmig: Länge der Kronblätter 28—30 mm. Länge der Kelchröhre 47—49 mm, Länge des Griffels etwa 55 mm. Kelchblätter und Früchte grün (vergl. Fig. 2).

b) 5 Pflanzen *Oe. (suaveolens × Cockerelli) albata*.

Höhe 150—160 cm. Stengel etwas schwächer als *suavis*, fällt leicht um. Blätter schmal und rinnig, Größe 17 : 3,5 cm, kein deutliches Maximum der Breite. Brakteen viel stärker gedreht als bei *suavis* und ebenso am Gipfel stark abgebogen. Die Knospen sind dick, mit kurzen Spitzen (Gegensatz zu *suavis*). Länge der Kronblätter

¹⁾ Im Folgenden wird der Kürze halber vielfach der Ausdruck „getupft“ für „mit Anthokyan in den Haarbasen“ gebraucht.

²⁾ Bezüglich der Bezeichnung der Bastarde ist folgendes Verfahren angewandt worden: es wurde wie üblich ♀ stets vor, ♂ hinter das ×-Zeichen gestellt, wobei die Speziesnamen in Klammern gesetzt sind. Entstehen aus einer Kombination Zwillinge oder Spaltungsprodukte, so wird die nähere Bezeichnung der betreffenden Form hinter die Klammer gesetzt: *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis*. Zur Bezeichnung einer späteren Generation kommt die Formel F_2 oder F_3 hinter die Klammer oder hinter die Bezeichnung des Spaltungsproduktes: *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis F₂* oder *Oe. [(suaveolens × Cockerelli) suavis F₂]* kurzröhrig F_3 .

23—25 mm, Länge der Kelchröhre 38—40 mm, Länge des Griffels 56—60 mm. Kelchblätter und Früchte grün.

3. *Oe. (Cockerelli* \times *biennis* München).

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919 und 1920, zweijährig.

Samen zu 90% keimhaltig.

Von 30 Keimpflanzen 25 ausgeblieben. 5 Pflanzen wurden 1919 im Gewächshaus in tiefen Töpfen als Rosetten kultiviert. Sie blieben



Fig. 2.

Links: *Oe. (Cockerelli* \times *suaveolens*). Rechts: *Oe. (suaveolens* \times *Cockerelli*) *suavis*.

gelbgrün und zeigten ganz schwache *Cockerelli*-Drehung. 1920 wurden die 5 Exemplare ausgepflanzt und wuchsen zu kräftigen Rosetten heran. Sehr zahlreiche Grundseitensprosse, schwache Stengelseitensprosse. Rote Tupfen am Stengel. Blätter leicht gebuckelt, Größe etwa 20 : 4 cm. ältere Brakteen etwa 5 : 2 cm. Acropetal zunehmende Rotnervigkeit. Höhe ausgewachsen 90—100 cm. Blüten klein, Länge der Kronblätter

23—25 mm, Länge der Kelchröhre 25 mm. Kelchblätter grün, Basis der Früchte rot überlaufen (vergl. Fig. 3).

4. *Oe. (biennis* München \times *Cockerelli*).

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 98% keimhaltig.

Von 31 Keimpflanzen 10 ausgeblieben. 17 Exemplare ausgepflanzt: 6 Pflanzen *albicans* \times *Cockerelli*, 11 Pflanzen *rubens* \times *Cockerelli*.

a) *Oe. (biennis* \times *Cockerelli*) *albata*.

Identisch mit *Oe. (suaevolens* \times *Cockerelli*) *albata*. Der einzige Unterschied besteht in der etwas größeren Höhe der *albata* aus der *biennis*.

b) *Oe. (biennis* \times *Cockerelli*) *rubefacta*.

Außerordentlich große Rosette; breite, gewellte, gebuckelte, tiefgrüne Blätter. Acropetal zunehmende Rotnervigkeit. Brakteen sehr stark gedreht. Grundseitenzweige breit ausladend. Stengelhöhe einjährig 160—170 cm, keine roten Tupfen. Kronblattlänge 28—30 mm, Länge der Kelchröhre 48—50 mm. Kelchblätter und Früchte rein grün (vergl. Fig. 3).

5. *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana*).

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Keine tauben Samen.

Zweiförmig: *laeta* und *velutina*.

a) *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana*) *laeta*.

Große kräftige Pflanzen. Stengel steif behaart, rot getupft und leicht rot überlaufen. Blätter breit, leicht gewellt, keine *Cockerelli*-Drehung, Größe 16—18 : 4,5 cm, Blütengröße 22—23 mm. Länge der Kelchröhre 34—35 mm, Länge des Griffels 50—52 mm. Kelchblätter grün, Früchte an der Basis leicht rot überlaufen (vergl. Fig. 4).

Oe. (Cockerelli \times *Lamarckiana*) *velutina*.

Typische *velutina* niedriger, schmaler und feiner als die *laeta*, weicher behaart. Stengel stark rot überlaufen, getupft. Blätter 15 bis 17 : 2,5—3 cm, keine *Cockerelli*-Drehung. Brakteen leicht flatterig. Kronblattlänge 21—23 mm; Kelchröhre grün, Länge 31—35 mm; Griffellänge 47—50 mm. Kelchblätter und Früchte rot gestreift (vergl. Fig. 5).

6. *Oe. (Lamarckiana* \times *Cockerelli*).

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Keine tauben Samen.

Je 6 *laetae* und *velutinae*.

c) *Oe. (Lamarckiana* \times *Cockerelli*) *laeta*.



Fig. 3a. *Oe. (Cockerelli × biennis)*, Rosette mit schwacher Drehung.



Fig. 3b. *Oe. (biennis × Cockerelli) rubefacta*. Rosette mit starker Drehung.

Der reziproken ähnlich, jedoch bedeutend höher. Höhe 180—190 cm. Stengel ungetupft, rein grün. Blätter 16—18 : 6—7 cm. Kronblattlänge 28—30 mm, Kelchröhre 55 mm, Griffellänge 75—78 mm. Kelchblätter und Früchte rein grün (vergl. Fig. 4).

b) *O. (Lamarckiana × Cockerelli) velutina*.



Fig. 4. Links: *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) laeta*.

Rechts: *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) laeta*.

Höher und derber als reziprok. Stengel kräftiger, schwächer rot, aber getupft. Blätter 14—16 : 4—4,5 cm. Kronblattlänge 25—26 mm, rein grüne Kelchröhre, Länge 48—60 mm, Länge des Griffels 60—62 mm. Kelchblätter und Früchte schwach rot gestreift (vergl. Fig. 5).

7. *Oe. (Cockerelli × muricata)*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 86% keimhaltig.

28 Keimpflanzen sind mit winzigen gelben *Kotyledonen* zugrundegegangen.

8. *Oe. (muricata × Cockerelli)*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Nur 2 Pflanzen als Rosetten aufgezogen. *Rigida*-Typus mit *Cockerelli*-Einschlag.



Fig. 5. Links: *Oe. (Cockerelli × Lamarekiana) velutina*.
Rechts: *Oe. (Lamarekiana × Cockerelli) velutina*.

9. *Oe. (Cockerelli × Hookeri)*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Kräftige Pflanzen von vorwiegend *Hookeri*-Typus. Schlanker, rot überlaufener Stengel, Höhe 130—140 cm, dicht und weich behaart, rot getupft. Blätter schmal, weißnervig, 16—17 : 3 cm. Brakteen glatt, keine *Cockerelli*-Drehung. Länge der Kronblätter 20 mm, Kelchröhre

30—33 mm, Griffellänge 50 mm. Kelchblätter und Früchte rotgestreift (Abbildung s. de Vries 1913, S. 58).

10. *Oe. (Hookeri* \times *Cockerelli*).

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Ebenfalls vorwiegend *Hookeri*-Typus. Stengel höher als reziprok und weniger rot überlaufen, getupft. Höhe 150—160 cm. Blätter 17—18 : 3 cm. Deutliche *Cockerelli*-Drehung, obere Brakteen am Scheitel auswärts gebogen. Kronblattlänge 18—20 mm, Kelchröhrenlänge 49—52 mm. Griffellänge 70 mm. Kelchblätter und Früchte weniger rot gestreift als reziprok (Abbildung s. de Vries 1913, S. 58; vergl. Fig. 6).

11. *Oe. (Cockerelli* \times *strigosa*).

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Samen zu 94% keimhaltig.

18 Pflanzen ausgepflanzt. Gute Rosette mit sehr schmalen Blättern; 28—30 : 3—4 cm. Stengelblätter etwas breiter. Hauptsproß gut orthotrop, Seitensprosse stark plagiotrop. Stengel getupft, Höhe 89—90 cm. Die *Cockerelli*-Drehung kommt bloß an schießenden Hauptsprossen heraus und da auch nur schwach. Brakteen sehr flatterig. Blüten ähnlich denen der *strigosa*, Länge der Kronblätter 14—15 mm. Kelchröhre etwas kräftiger, Länge 25 mm. Griffellänge 35 mm. Kelchblätter und Früchte rot gestreift.

1 metakliner Bastard. Höherer, kräftigerer und dickerer Hauptsproß, weit ausladende plagiotrope Seitensprosse. Sehr starke *Cockerelli*-Drehung. Dicht und weich behaart. Stengel getupft. Blüten mehr *Cockerelli*-Typus, Kronblätter keilförmig, Länge 20—23 mm, Länge der Kelchröhre 45 mm, Länge des Griffels 50 mm. Kelchblätter schwach rot gestreift, Früchte grün.

12. *Oe. (strigosa* \times *Cockerelli*).

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Keine tauben Samen.

Höher und kräftiger als reziprok. Dicht und weich behaart. Grundseitensprosse plagiotrop am Boden liegend. Stärkste überhaupt beobachtete *Cockerelli*-Drehung. Stengel höher als reziprok und ohne jede Seitensprosse, fein getupft, Höhe 130—140 cm. Blätter sehr stark gewellt, 22—24 : 5—5,5 cm, Mittelnerven der Blätter mit einem blauen Streifen versehen. Blüten *Cockerelli*-Typus, oft kuppelförmig, Länge der Kronblätter 16—17 mm, Länge der Kelchröhre 45—46 mm, Länge des Griffels 49—50 mm. Kelchblätter und Früchte grün.

B. Das Verhalten der Kreuzungen in späteren Generationen.**1. *Oe. Cockerelli* \times (*Cockerelli* \times *suaveolens*) *suavis*.**

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 95% keimhaltig.

75 Keimlinge, alle sehr schwächlich und blaß. 65 in den Keim-schalen durch *Botrytis* zugrundegegangen, ein Anzeichen dafür, daß nur



Fig. 6. Links: *Oe. (Hookeri* \times *Cockerelli*. Rechts: *Oe. (Cockerelli* \times *Hookeri*).

der Bastard (*Cockerelli* \times *suaveolens*) *suavis*, nicht aber reine *Cockerelli* vorhanden war. Die im Garten hochgebrachten Exemplare zeigten lediglich die Merkmale des Bastardes.

2. *Oe. (suaveolens* \times *Cockerelli*) *suavis* F₂.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 31% keimhaltig.

Von 75 keimhaltigen Samen haben 72 gekeimt. 69 von diesen glichen vollkommen der F_1 , 3 wichen etwas ab: die erste Pflanze¹⁾ (49 I Nr. 2) war schwächlich, mit schmalen, sehr spitzwinkligen gelblichen Blättern und sehr langer Kelchröhre, die zweite (49 I Nr. 11) kam nicht zur Blüte, war sehr niedrig und schwächlich, möglicherweise als eine annähernd homozygotische *flavens*-Form aufzufassen, die dritte (49 II Nr. 6) war niedrig, buschig, mit tiefgrünen, etwas gedrehten Blättern. Bei Selbstbestäubung war der geerntete Same zu 18% keimhaltig. Es findet im übrigen eine Spaltung nach der Kronblattlänge und nach der Länge der Kelchröhre statt (s. Tabelle 1). Da die Länge des Griffels konstant ist, die der Kelchröhre aber stark variiert, so ist der Griffel je nach der Länge der Kelchröhre stets in einer andern Lage zu den Antheren. Diese Veränderung der Lage des Griffels kann so weit gehen, daß er bei sehr langer Kelchröhre (52—53 mm) überhaupt nicht mehr aus ihr herausragt (vergl. Fig. 7).

Eine F_3 wurde von einem kurzhöhrigen, der F_1 gleichenden Exemplar der F_2 und einem sehr langhöhrigen, abweichenden Exemplar (49 I Nr. 2) aufgezogen.

3. [(*Oe. suaveolens* \times *Cockerelli*) *suavis* F_2] kurzhöhrig F_3 .

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 38% keimhaltig.

Es wurden 19 Exemplare aufgezogen, von diesen glichen 18 der F_2 . Die Kronblattlänge betrug 27—34 mm, die Kelchröhrenlänge 35 bis 40 mm, die Griffellänge 51—56 mm. 1 Exemplar wich vollständig ab. In der Rosette war es äußerst schmalblättrig, es bildete erst spät einen Hauptsproß, der sehr steif aber spröde 110 cm hoch wurde, wenige ganz kurze und schwächliche Seitensprosse hatte und nicht zur Blüte kam.

4. [(*Oe. suaveolens* \times *Cockerelli*) *suavis* F_2] langhöhrig 49 I Nr. 2 F_3 .

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 10% keimhaltig.

9 Exemplare hochgebracht. Diese waren zunächst sehr schwächlich und begannen früh zu schießen. Allmählich wurden sie kräftiger und tiefer grün. Es entwickelten sich daraus nach und nach 6 verschiedene Formen:

a) 1 Exemplar (61 Nr. 7). Breitblättrig, buschig, hellgrün, kräftig, fein behaart. Höhe 120 cm. Spitzen der oberen Brakteen um den

¹⁾ Zur Bezeichnung dieser Exemplare führe ich die Nummern meiner Versuchsprotokolle an.

Gipfel gerade aufwärts stehend wie bei der F_1 . Die oberen Brakteen zeigen eine leichte Flattrigkeit. Die Blüten öffnen sich gut, Länge der Kronblätter 28—30 mm, Länge der Kelchröhre 53 mm, Länge des Griffels 68—70 mm. Bei Selbstbestäubung ist der geerntete Same zu 65% keimhaltig.

b) 3 Exemplare (61 Nr. 2, 5 u. 6).

Breitblättrig, buschig, tiefgrün, kräftig. Stark gedrehte Brakteen, Spitzen der oberen Brakteen am Sproßgipfel auswärts gebogen. Die Blüten bleiben vielfach geschlossen, d. h. die Kelchblätter haften an den Spitzen zusammen. Kelchzipfel rot. Kronblattlänge 30—37 mm, Kelchröhrenlänge 60—65 mm, Griffellänge 50—55 mm. Bei Selbstbestäubung ist der Same zu 8% keimhaltig.

c) 2 Exemplare (61 Nr. 1 u. 4).

Schmalblättrig, buschig, tiefgrün. Die Spitzen der Brakteen sind einwärts gedreht. Außerordentlich zahlreiche und kleine Seitensprosse. Kronblattlänge 30—33 mm, Kelchröhrenlänge 40—45 mm, Griffellänge 50—52 mm. Bei Selbstbestäubung ist der geerntete Same zu 15% keimhaltig.

d) 1 Exemplar (61 Nr. 8).

Schmalblättrig, niedrig, buschig, hellgrün. Auswärts gebogene Brakteenspitzen. Kronblattlänge 30—35 mm, Kelchröhrenlänge 42 mm, Griffellänge etwa 50 mm.

e) 1 Exemplar (61 Nr. 9).

Sehr schmalblättrig, hellgrün und schwächlich. Buschiger Wuchs. Kommt nicht zur Blüte.

f) 1 Exemplar (61 Nr. 3).

Schmalblättriger Krüppel von 30 cm Höhe, ohne Blüte eingegangen.

5. *Oe. (biennis × Cockerelli) rubefacta* F_2 .

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 61% keimhaltig.

15 Exemplare im Freien hochgebracht, davon 9 zur Blüte gekommen. Größere Spaltungen sind nicht sichtbar. Die Blattgröße variiert zwischen 15—18 : 5—6,5 cm. Von den zur Blüte gelangten Exemplaren sind 4 schwächlich, mit gelben Blattspitzen und schwachen Seitenzweigen, während die übrigen der F_1 gleichen. Die Kronblattlänge schwankt zwischen 16 und 20 mm, die Länge der Kelchröhre zwischen 43 und 49 mm und die Länge des Griffels zwischen 48 und 64 mm.

6. *Oe. (biennis* \times *Cockerelli)* *albata* F₂.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 41% keimhaltig.

Die Kombination gleicht der F₁. Die einzelnen Exemplare weisen eine Verschiedenheit nach der Blattbreite auf. Von den 41 ausgepflanzten Exemplaren sind 12 schmalblättrig, Blattgröße 12—18 : 1,5—2,5 cm. Äußerst schwächliche Pflanzen, die Blattspreite ist um die Mittelrippe etwas eingekrümmt. Die Kronblattlänge beträgt 15—16 mm, die Kelchröhrenlänge 38—40 mm, die Griffellänge 45—46 mm. Die übrigen breitblättrigen Pflanzen weisen eine Blattgröße von 15—20 : 3—4,5 cm auf, eine Blütengröße von 13—22 mm, eine Kelchröhrenlänge von 40—43 mm und eine Griffellänge von 45—60 mm.

7. *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana)* *velutina* F₂.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 56% keimhaltig.

67 Exemplare. Sie gleichen fast vollständig der F₁. Unterschiede finden sich in der Griffellänge und in der Intensität der Färbung von Kelchblättern, Kelchröhre und Früchten (s. Tabelle 1). Bei den schwächer gefärbten Pflanzen ist die Kelchröhre bis zum Aufblühen grün, so daß diese Farbe bei der Auszählung als Merkmal genommen wird. Je ein Exemplar mit großer, mittelgroßer und kleiner Blüte wurde selbst bestäubt und eine F₃ davon aufgezogen.

8. *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana)* *velutina* F₂ großblütig, rote Kelchröhre, F₃.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 44% keimhaltig.

43 Exemplare. Sie gleichen der F₂. Spaltungen siehe Tabelle 1.9. *Oe. [(Cockerelli* \times *Lamarckiana velutina* F₂)] mittelgroßblütig, rote Kelchröhre, F₃.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 48% keimhaltig.

37 Exemplare. Sie gleichen der F₂. Spaltungen siehe Tabelle 1.10. *Oe. [(Cockerelli* \times *Lamarckiana)* *velutina* F₂)] kleinblütig, hellrote Kelchröhre, F₃.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 44% keimhaltig.

35 Exemplare. Sie gleichen der F₂. Spaltungen siehe Tabelle 1.11. *Oe. (Lamarckiana* \times *Cockerelli)* *laeta* F₂.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919 und 1920.

Samen zu 32% keimhaltig.

Die Kreuzung wurde sehr spät im Jahr hergestellt. Die Frucht war außerdem mit *Botrytis* behaftet, mit dem die Keimlinge infiziert wurden, so daß der größte Teil von ihnen bald zugrunde ging. So erklärt sich die große Zahl tauber Samen. Von den gekeimten konnten im Jahr 1920 nur 7 von 35 hochgebracht werden. Die 1919 aufgezogenen Pflanzen glichen vollkommen der F_1 , mit auffällig breiter Rosette. Von den 1920 aufgezogenen Pflanzen glichen 6 der F_1 , ein Exemplar mit gestauchtem Hauptsproß und sehr dicht zusammenstehenden, etwas krausen Blättern war abweichend. Die übrigen Spaltungen siehe Tabelle 1.

12. *Oe. Cockerelli* \times (*Lamarckiana* \times *Cockerelli*) *velutina*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Samen zu 97% keimhaltig.

Die Kombination ist zweiförmig.

a) *Cockerelli*-Typus, 15 Exemplare.

Sie spalten in 8 mit reingrünen Kelchblättern und 7 mit leicht rot gefärbten Kelchblättern. Diese spalten unter sich wieder nach der Kronblattlänge und zwar unabhängig von dem Farbfaktor; 2 Klassen: 16—18 mm und 20—22 mm.

b) *Velutina*-Typus, 25 Exemplare.

Sie spalten in 14 kräftigere, mit größerem Reichtum an Seitensprossen und rot gefärbten Kelchblättern und 11 schwächere mit weniger Seitensprossen und grünen Kelchblättern. Die Kronblattlänge beträgt bei beiden 18—25 mm. Eine etwaige Spaltung, die hier wahrscheinlich ist, wird überdeckt.

13. *Oe. Cockerelli* \times (*Lamarckiana* \times *Cockerelli*) *laeta*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 97% keimhaltig.

Zweiförmig, *Cockerelli*-Typus und *laeta*-Typus. Im wesentlichen ohne Spaltungen, der *laeta* der F_1 gleichend. Die Abweichungen in der Kronblattlänge sind sehr gering. *Cockerelli* dominiert anscheinend sehr stark.

14. *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana*) *velutina* \times *Cockerelli*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Wenig taube Samen.

111 Exemplare. Zweiförmig: 62 *Cockerelli* und 49 *velutinae*, die im wesentlichen der F_1 gleichen, siehe Tabelle 1.

15. *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) laeta × Cockerelli*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 75% keimhaltig.

41 Exemplare, außerordentlich groß, breit, ausladend und der F_1 gleichend. Spaltungen siehe Tabelle 1.

III. Allgemeine Resultate.

A. Komplexanalyse der *Oe. Cockerelli*.

Aus den vorliegenden Versuchen erhellt die heterozygotische und streng heterogame Natur der *Oe. Cockerelli*, analog der *Oe. muricata*.

Oe. Cockerelli vererbt durch die Eizelle schmale Blätter mit schwach angedeuteter *Cockerelli*-Drehung, halbhohen, rot überlaufenen Stengel, rotgefärbte Haarbasen, kurze grüne Kelchröhre, grüne, vielfach kuppelförmig zusammenhaftende Kelchblätter, kurze, keilförmige Kronblätter und grüne Früchte, deren Basis hin und wieder leicht rot gefärbt ist. Das Eizellenplasma ist für mehrere Kreuzungen ungeeignet; so sind *Oe. (Cockerelli × suarcolens)*, *Oe. (Cockerelli × biennis)* und *Oe. Cockerelli × muricata* gelb und schwächlich, bzw. gänzlich lebensunfähig.

Der Pollen der *Oe. Cockerelli* vererbt breite, stark gedrehte Blätter¹⁾, einen hohen grünen Stengel ohne Tupfen, sehr lange grüne Kelchröhre, grüne, vielfach kuppelförmig zusammenhaftende Kelchblätter, keilförmige Kronblätter (etwas größer als) und grüne Früchte.

Eizelle und Pollen vererben also qualitativ verschiedene Eigenschaften, einige übereinstimmende Merkmale weichen quantitativ voneinander ab. Die *Oe. Cockerelli* ist heterogam, und Renner hat deshalb (1920 S. 3 des Sonderabdrucks) die beiden Haplonten mit gesonderten Bezeichnungen versehen: *Cockerelli* — *curtans* und *Cockerelli* ♂ = *elongans*.

In der *Cockerelli* selbst dominieren aus dem Eizellenkomplex die gefärbten Haarbasen über die ungefärbten und die kurze Kelchröhre über die lange, aus dem Pollenkomplex die starke Drehung der Blätter über die schwächere und der hohe Wuchs über den niederen. Die Blattbreite ist intermediär. — Die Dominanzverhältnisse bei den ver-

¹⁾ Nach Renner (Vorläuf. Mitteil. 1919 S. 3 des Sonderabdrucks) soll die Drehung der Brakteen vorzugsweise durch die Eizellen, kaum durch den Pollen vererbt werden. Die Angabe beruht, wie Prof. Renner mir bestätigt, nur auf einem Versehen bei der Niederschrift.

schiedenen Kreuzungen mit *Cockerelli* sind aus den Beschreibungen S. 3—16 ersichtlich.

Ein weiterer Beweis für die Heterogamie der *Oe. Cockerelli* liegt in dem Verhalten der Bastarde bei Rückkreuzungen. Wird ein Bastard mit dem gleichen Komplex rückgekreuzt, also entweder *Cockerelli* mit dem Pollen eines Bastardes aus *Cockerelli* ♀ und einer andern Art belegt, oder die Eizelle eines Bastardes aus einer andern Art \times *Cockerelli* ♂ mit dem Pollen *Cockerelli* belegt, so entsteht stets nur der Bastard, niemals aber *Cockerelli* (s. *Oe. Cockerelli* \times (*Cockerelli* ♀ *suaveolens* und *Oe. (Lamarckiana* \times *Cockerelli)* *laeta* \times *Cockerelli*).

Die Heterogamie der *Oe. Cockerelli* wird ferner durch das Verhalten des Pollens bestätigt. Es sind nämlich neben den guten aktiven Körnern und neben den gänzlich leeren noch inaktive Pollenkörner vorhanden (s. Renner 1919, S. 339 und 365 und hier Tabelle 2).

Die gametische Konstitution des *Oe. Cockerelli* ist = *curtans* ♀ • *elongans* ♂. Die zygotische Konstitution ist entsprechend der Tatsache der Heterogamie beider Komplexe = *curtans* ♀ • *elongans* ♂. Die gonische Konstitution der *Oe. Cockerelli* ist wohl (*curtans*, *elongans*) ♀ • (*elongans*, *curtans*) ♂.

De Vries verwendet die *Oe. Cockerelli* als isogame Form überall gemeinsam mit *Oe. Hookeri* und *strigosa*, um heterogame Arten auf ihre Eigenschaften hin zu prüfen. Mit den Versuchsergebnissen der Kreuzungen aber, die de Vries anführt, stimmen die meinigen durchaus überein: so zeigt beispielsweise die Abbildung von *Oe. (Cockerelli* \times *Hookeri*) und reziprok (de Vries 1913, S. 58) den Unterschied in der Blattbreite und in der Drehung der Brakteen besonders deutlich. Die verschiedenartige Beurteilung gleicher Ergebnisse mag daher rühren, daß de Vries gerade auf das qualitativ unterscheidende Merkmal, die Rotfärbung der Haarbasen durch den Eizellenkomplex, geringen Wert legt. Ferner erklärt er eine Erscheinung, die als besonders beweiskräftig für die Heterogamie der Art gelten muß, auf andere Weise: die Tatsache nämlich, daß aus den selbstbestäubten Bastarden von *Oe. Cockerelli* mit einer andern Art in der F₂ nicht auch die *Cockerelli* sondern nur der Bastard entsteht (s. S. 107). Die betreffende Deutung wird aber mit dem Beweis der heterogamen Natur der *Oe. Cockerelli* entbehrlich.

Übrigens erwähnt de Vries selbst (S. 32, Anm. 2) eine Möglichkeit, welche die Annahme der Heterogamie einer Art gestattet, obwohl ein großer Teil oder gar alle äußeren vererbten Eigenschaften des Eizellen-

wie des Pollenbildes übereinstimmen: ... an dieser Stelle möchte ich die Möglichkeit hervorheben, daß die im Pollen und die in den Eizellen einer Art vererbten Eigenschaften einander zwar gleich sind, aber dennoch derartig gebunden, daß sie nicht von dem einen Geschlecht auf das andere übergehen können. Isogam in ihren Merkmalen, wäre eine solche Art heterogam in ihren Potenzen. Offenbar würde sich eine solche Sonderung bei der Fortpflanzung der Art selbst nicht verraten, wohl aber in ihren Bastarden. Diese würden sich als heterogame verhalten müssen. . .“ — De Vries unterscheidet also zweierlei Formen von Heterogamie: die eine nach den an Bastarden gefundenen Merkmalen einer Art und die andere nur nach der physiologischen Potenz ihrer Geschlechtszellen. Von den ersten Formen der Heterogamie sagt er noch (S. 32), daß ... es zwischen heterogamen und isogamen Arten zahlreiche Übergänge geben kann, je nachdem ein größerer oder kleinerer Teil der Artmerkmale sich als heterogam ausnimmt“.

Demgegenüber muß allerdings festgestellt werden, daß es wohl kaum angängig ist, diese beiden Phänomene als getrennt oder trennbar zu denken. Vielmehr ist eine Trennung der Potenzen der Geschlechtszellen die Bedingung, ohne die eine Trennung der vererbten Merkmale nicht angenommen werden kann. Die Pollen- bzw. Eizellensterilität beider oder eines der beiden Haploidkomplexe ist somit als die Ursache der Heterogamie anzusehen. Dem Prinzip nach gibt es darum keinen graduellen Übergang zwischen heterogamen und isogamen Formen, sondern zwei scharf trennbare Fälle müssen unterschieden werden: entweder sind die beiden haploiden Komplexe je in einer ihrer beiden Geschlechtszellen steril, dann haben wir die streng heterogamen Formen wie *Oe. muricata*, *Oe. Cockerelli* und de Vries' *Oe. biennis*, oder aber nur der eine der beiden Komplexe unterliegt der partiellen Sterilität wie bei den halbheterogamen Formen der *Oe. suaveolens* und der Münchner *Oe. biennis*. Hierbei sind unter den spontanen Arten nur solche bekannt, die zweiförmige Eizellen und einförmigen Pollen besitzen, während unter Bastarden auch schon das Umgekehrte beobachtet und leicht herzustellen ist (s. *Oe. (suaveolens* \times *Cockerelli) suavis*). Freilich ist dieser Bastard nicht konstant, sondern spaltet, wie noch zu erörtern sein wird. — Bei der vorgebrachten Auffassung der Heterogamie gilt es gleich, wie viele voneinander verschiedene Merkmale die Haplonten vererben; so ist denkbar, wenn auch wenig wahrscheinlich, daß sie durchweg die gleichen äußeren Merkmale vererben. Prinzipiell müssen sie nur in einem Merkmal voneinander unterschieden sein: in

der Pollen- resp. Eizellensterilität. Es liegt indessen nahe, daß das Merkmal der partiellen Sterilität mit andern gekoppelt auftritt, wie es in der Tat bei den bis jetzt daraufhin untersuchten Arten geschieht: denn auch die *Oe. Cockerelli*, deren beiderlei Haploidkomplexe eine einander sehr ähnliche Bastardnachkommenschaft ergeben, zeigt bei genauerer Analyse qualitative Unterschiede.

Fragen wir nun nach den Ursachen der partiellen Sterilität, so ist es wahrscheinlich, daß für die Eizellen- resp. Pollensterilität verschiedene Gründe vorliegen (vergl. Renner, 1919, S. 370f.). Die Sterilität im männlichen Geschlecht beruht offenbar auf einer genotypisch bedingten Entwicklungshemmung des Haplonten, während es anzunehmen ist, daß die Eizellensterilität gewisser Haploidkomplexe nur durch das Unterliegen ihres weiblichen Gones in der Konkurrenz mit einem andern zustandekommt. Es wird nämlich der im Pollen aktive Komplex gelegentlich, wenn auch selten, in den Eizellen aktiv. Wenn diese Erscheinung, die für *Oe. muricata*, *biennis* und *Cockerelli* (vgl. S. 10) charakteristisch ist, allgemeine Gültigkeit hat, so gibt es faktisch keine strenge Heterogamie, sondern nur halbheterogame Formen, bei denen unter Umständen das theoretische Zahlenverhältnis 1 : 1 der beiden Zwillinge aus der Eizelle sehr zugunsten des einen der beiden verschoben ist.

B. Zu den Spaltungen der *Oe. Cockerelli*.

Die von mir angestellten Kreuzungsversuche an *Oe. Cockerelli* waren zunächst nur darauf gerichtet, die Heterogamie dieser Form zu erweisen und eine genaue Komplexanalyse zu geben. Infolgedessen reichte der Umfang der Kulturen nicht aus, um eine vollständige faktorielle Analyse der haploiden Komplexe zu gewinnen. Immerhin möchte ich einige Einzelheiten berichten.

Zunächst die Tatsache, daß die Bastarde zwischen *Oe. Cockerelli* und andern *Önotheren*-Arten in späteren Generationen spalten und nicht völlig konstant sind. Wenn de Vries angibt, daß die Bastarde konstant seien, so kann das nur so verstanden werden, daß die F₂-Formen im wesentlichen den Typus der F₁ reproduzieren. In den Einzelheiten ist das jedoch nicht der Fall.

De Vries faßt die aus der Kreuzung *suaveolens* \times *Cockerelli* hervorgehende schmalblättrige Form als Mutante auf (1918, S. 418). Nach den Ergebnissen von Renner (1917) handelt es sich jedoch um die Verbindung (*suaveolens* \times *Cockerelli*) *albata*. Damit stimmt überein,

daß in späteren Generationen des Bastardes (*suaveolens* \times *Cockerelli*) *suavis* eine schmalblättrige Form nicht oder nur ganz selten auftritt, de Vries gibt nur einen Fall an. Diese Pflanze ist offenbar identisch mit der von mir in der F_3 gefundenen schmalblättrigen Form (S. 12; 3 u. S. 13: f), die aber ihrerseits sicher nicht identisch mit der *albata* ist; sie ist sehr schwächlich und kommt nicht zur Blüte, die Blätter sind nicht rinnig. Im übrigen stimmt die *albata* aus der *suaveolens* vollständig mit der *albata* aus der *biennis* überein, sie stellt den „conica-Typus“ von de Vries dar.

Die F_2 des Bastardes *Oe.* (*suaveolens* \times *Cockerelli*) spaltet vorwiegend nach der Kronblattlänge und der Länge der Kelchröhre. Die Kronblattlänge ist ungeeignet als Merkmal für eine faktorielle Analyse, weil sie stark transgredierender Variabilität unterworfen ist. Zudem nimmt in der F_2 auch die individuelle Variabilität in hohem Maße zu. Aus der Tabelle 1 ist ersichtlich, daß die Weite der Blütenkurve gegenüber der F_1 stark zugenommen hat. Offenbar spaltet die Kronblattlänge nach mehreren Faktoren, denn die Zahlen der P erscheinen in der F_2 nicht.

Die Spaltung nach der Länge der Kelchröhre erscheint insofern interessant, als sie sich unabhängig von der Griffellänge vollzieht. Infolgedessen reicht bei annähernd homozygotisch langröhrigen Individuen die Länge des Griffels nicht aus, um die Narbenschkel aus der Kelchröhre herauszustrecken. Dadurch kommt als Bastardspaltung eine ähnliche Form zustande, wie sie de Vries als Mutante „*brevistylis*“ aus der *Lamarckiana* beschrieben hat. Da nun in der *Oe. Cockerelli* selbst die kurze Kelchröhre über die lange dominiert, so vererbt sie ein Merkmal, das sie selbst in ihrem Phänotypus nicht besitzt. Man muß also mit der Deutung von „Mutanten“ aus Kreuzungen, deren Material nur wenig analysiert ist, vorsichtig sein (vergl. Fig. 7). — Das Merkmal der Kelchröhrenlänge wird gleich dem der Kronblattlänge durch mehrere Faktoren beeinflusst, so daß die größte Anzahl der Individuen in der F_2 der F_1 ähnlich ist.

Die F_3 eines der F_1 ähnlichen F_2 -Exemplare war verhältnismäßig einförmig. Die F_3 eines von der F_1 abweichenden Exemplares spaltete stark auf: nach der Wuchshöhe, nach der Wuchsform, nach der Laubfarbe, nach der Blattbreite in mindestens drei Faktoren, nach der Drehung der Brakteen, nach der Biegung der Brakteen und nach der Kelchröhrenlänge.

Die *Cockerelli*-Drehung wird also mindestens durch zwei Faktoren bedingt, die unabhängig voneinander spalten (vergl. S. 12—13).

Das Resultat ist deshalb zunächst schwer verständlich, weil ja alle von der F_1 abweichenden Formen stärker homozygotisch sein müssen, ihre Nachkommen also in geringerem Maße aufspalten sollten, als die



Fig. 7. Oben: *O. suaveolens* x *Cockerelli, suavis* F_1 , lang- und kurzröhriges Exemplar.
Unten: das gleiche, die Kelchröhre aufgeschnitten.

1.

dem Abstand von je 2 Millimetern zusammengefaßt.

[illegible]

der F_1 gleichenden. Nun sind die Spaltungsprodukte der abweichenden Formen solche, die in der F_2 selbst zu finden sind, es fehlen die F_1 -Formen selbst. Dazu findet sich die schon angegebene Zunahme von tauben Samen. Nimmt man an, daß das der F_1 gleichende Exemplar auch stärker homozygotisch war, was bei den gegebenen Dominanzverhältnissen durchaus möglich ist, so ist das Resultat verständlich.

Die F_2 von *Oe. (biennis* \times *Cockerelli*) *albata* spaltete nach der Blattbreite. Die Blätter der schmalblättrigen Exemplare sind um die Mittelrippe etwas eingekrümmt, die Pflanzen so schwächlich, daß nur zwei von zwölf zur Blüte kamen. Es ist also anzunehmen, daß es sich dabei um keine einfache Spaltung handelt, sondern daß komplizierte Faktorenkoppelungen vorliegen (vergl. S. 14). — Wenn de Vries dagegen (1913, S. 71) angibt, daß der *Conica*-Typus der *Cockerelli* aus der *biennis* in mehreren Generationen hintereinander konstant bleibt, so kann das nur so zu verstehen sein, daß ein gewisser gleichförmiger Typus erhalten bleibt, nicht aber, daß keine Spaltungen stattfänden.

Die F_2 der *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana*) *velutina* spaltet nach zwei voneinander unabhängigen Merkmalen: nach der Kornblattlänge und nach der Intensität der Färbung des Kelches. Auch hier spaltet die Kronblattlänge nach mehreren Faktoren, so daß unter 67 Pflanzen die Kronblattlänge der beiden P-Typen nicht zu finden war. Es dominieren — in freilich nicht vollständiger Dominanz — kleine Blüten über große. Von einer Kronblattlänge von etwa 35 mm aufwärts spaltet damit gekoppelt der lange *Lamarckiana*-Griffel heraus.

Unabhängig davon spaltet ein Kelchfarbfaktor in einfacher Mendelspaltung (s. Tabelle 1). Die Tupfenfaktoren der übrigen Önotheren-Arten sind stets mit Kelchfarbfaktoren gekoppelt. Der Tupfenfaktor der *Cockerelli* ist der einzige bisher bekannte, der ohne diese Koppelung auftritt. In der F_1 der Kreuzung *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana*) *velutina* dominiert die Färbung der Kelchblätter des *velans*-Komplexes so stark über die Farblosigkeit der *Cockerelli*, daß auch die Kelchröhre vor dem Aufblühen hellrot gefärbt erscheint. In der F_2 mendelt ein Streifenfaktor, so daß $\frac{1}{4}$ grüne Kelchröhren und $\frac{3}{4}$ rote entstehen. Die Exemplare mit grünen Kelchröhren sind aber getupft und haben gefärbte Kelchblätter, so daß vom *velans*-Komplex nur einer von mehreren derartigen Tupfenfaktoren leicht beweglich ist. Damit stimmt überein, daß bei der Rückkreuzung *Oe. (Cockerelli* \times *Lamarckiana*) *velutina* \times *Cockerelli* Exemplare mit gefärbten und ungefärbten Kelchblättern zu gleichen Teilen entstehen. Es ist dabei zu berücksichtigen, daß *Oe.*

Cockerelli elongans ziemlich stark über schwache Farbfaktoren dominiert. Da nun die Kreuzung *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) velutina* kaum gefärbte Kelchblätter besitzt, so ist es nicht verwunderlich, wenn die Kreuzung mit einem *velans*-Komplex, der einen seiner Farbfaktoren verloren hat, rein grüne Kelchblätter aufweist. Der *Cockerelli*-Typus der Rückkreuzung zeigt nur ganz geringe Spuren der Rotfärbung auf den Kelchblättern.

C. Die Bedeutung der leeren Pollenkörner.

In seiner Arbeit über die „männlichen Haplonten der Önotheren“ (1919) hat Renner die Bedeutung der inaktiven Pollenkörner d. h. derjenigen, die zwar wohl ausgebildet aber nicht keimfähig sind, aufgewiesen. Neben den beiden Typen der aktiven und inaktiven Körner finden sich in dem Pollen fast aller Arten und Bastarde in wechselnder Anzahl gänzlich leere Körner (Abbildung s. Renner 1919, S. 348, 351 u. 352). Auf die Bedeutung dieser leeren Körner wirft die Kreuzung *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis* einiges Licht.

Die Messung der aktiven Pollenkörner dieser Kreuzung ergibt eine Kurve, deren Gipfel genau zwischen den Gipfeln der Kurven der aktiven Pollenkörner von *Oe. suaveolens* und *Oe. Cockerelli* liegt (s. Tabelle 2), und die verhältnismäßig steil ansteigt. Nach den Erfahrungen an andern Bastarden wäre zu erwarten gewesen, daß die F_2 Mischtypen zwischen *Oe. suaveolens* und *Oe. Cockerelli* in größerer Anzahl aufweisen würde. Das ist aber, wie gezeigt, nicht der Fall (s. Ergebnisse der Kreuzungsversuche). Es fanden sich in der F_2 nur drei abweichende Exemplare, alle übrigen glichen der F_1 . Nun fragt es sich, wie die Unstimmigkeit zu erklären ist.

Zwei Erscheinungen gehen dabei parallel: Spaltung nach der Anzahl der leeren Pollenkörner und Spaltung nach der Anzahl der tauben Samen. Es wurde der Pollen von verschiedenen Exemplaren aus F_1 , F_2 und F_3 auf den Prozentgehalt an tauben (leeren) Pollenkörnern untersucht; dabei zeigte sich, daß dieser in einer gewissen Beziehung zu dem Phänotypus der betreffenden Pflanze steht. Die F_1 besitzt zu etwa gleichen Teilen gesunden und völlig tauben Pollen. In der F_2 verschob sich das Verhältnis. Es wurden mehrere Blüten von zwei der F_1 gleichenden Exemplaren der *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis* selbst und von den beiden zur Blüte gekommenen von der F_1 abweichenden Exemplaren untersucht (49 I 2 und 49 II 6). Die der F_1 gleichenden

Tabelle

Die Messung wurde mit Objektiv 3 und Okular 4 von Winkel, bei 153 mm Tubuslänge, mit einer in $\frac{1}{20}$ mm geteilten Okularskala vorgenommen. Ein ganzer Teilstrich des Mikrometers ($\frac{1}{10}$ mm) entspricht 12,3 μ .

Nr.	Art	Zustand des Pollens
1	<i>Oe. suaveolens</i>	aktive Pollenkörner
1	<i>Oe. suaveolens</i>	inaktive Pollenkörner 67% aktive und inaktive, 33% taube
2	<i>Oe. Cockerelli</i>	aktive Pollenkörner
2	<i>Oe. Cockerelli</i>	inaktive Pollenkörner 65% aktive und inaktive, 35% taube
3	<i>Oe. (suaveolens \times Cockerelli)</i> <i>suavis</i> F ₁	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 405 aktive 390 taube 51% aktive, 40% taube gemessen wurden die aktiven
4	<i>Oe. (suaveolens \times Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F ₂ Kelchröhre mittellang	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 410 aktive 193 taube 68% aktive, 32% taube gemessen wurden die aktiven
5	<i>Oe. (suaveolens \times Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F ₂ Kelchröhre lang	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 193 aktive 435 taube 31% aktive, 69% taube gemessen wurden die aktiven
6	<i>Oe. (suaveolens \times Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F ₂ Kelchröhre kurz	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 462 aktive 196 taube 70% aktive, 30% taube gemessen wurden die aktiven
7	<i>Oe. (suaveolens \times Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F ₂ 49 II Nr. 6	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 115 aktive 471 taube 20% aktive, 80% taube gemessen wurden die aktiven
8	<i>Oe. (suaveolens \times Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst kurze Kelchröhre selbst F ₃ , Kelchröhre kurz	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 408 aktive 103 taube 80% aktive, 20% taube gemessen wurden die aktiven

2.

Die einzelnen gemessenen Körner wurden in Klassen mit dem Abstand von je 0.5 Teilstrichen zusammengefaßt. Nur die Zahlen der Klassengruppen werden in der Tabelle mitgeteilt.

8-8,5	8,6-9	9,1-9,5	9,6-10	10,1-10,5	10,6-11	11,1-11,5	11,6-12	12,1-12,5	12,6-13	13,1-13,5	13,6-14	14,1-14,5
				2	7	22	53	29	5	1		
4	12	24	56	36	6							
		2	9	47	32	7	1					
4	31	51	17	3								
			4	24	31	50	39	19	4			
			1	7	24	52	34	15	3			
		1	11	12	26	50	22	12	2			
			3	16	30	51	18	6	1			
			1	5	11	31	16	8	2			
				1	6	15	51	24	17	3	2	

Zu Tabelle 2 (Fortsetzung)

Nr.	Art	Zustand des Pollens
9	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F ₃ , 61 Nr. 7	aktive dreilappige und vierlappige und taube dreilappige und vierlappige Pollenkörner keine inaktiven auf 349 dreilappige aktive 82 vierlappige aktive, 137 dreilappige taube und 14 vier- lappige taube 60% dreilappige aktive, 23,5% dreilappige taube 14% vierlappige aktive, 2,5% vierlappige taube gemessen wurden 1) die aktiven dreilappigen 2) die aktiven vierlappigen
10	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F ₃ , 61 Nr. 2	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 229 aktive 728 taube 24% aktive, 76% taube gemessen wurden die aktiven
11	<i>Oe. (suaveolens < Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F ₃ , 61 Nr. 1	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 201 aktive 402 taube 33% aktive, 67% taube gemessen wurden die aktiven
12	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F ₃ , 61 Nr. 8	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 298 aktive 158 taube 65% aktive, 35% taube gemessen wurden die aktiven

Exemplare zeigten eine Zunahme an guten Pollenkörnern, die von der F₁ abweichenden eine Zunahme an leeren Körnern. Diese Tatsache ist freilich nur dann zu verstehen, wenn wir ebenso wie bei den sonstigen Spaltungen die Annahme machen, daß die untersuchten der F₁ phänotypisch gleichenden Exemplare ebenfalls stärker homozygotisch sind als die F₁.

Die F₂ wies ferner einen höheren Gehalt an tauben Samen auf, als man theoretisch erwarten sollte. Halten wir an dem Komplex-Schema fest, so wären etwa 50% tauber Samen zu erwarten gewesen;

von S. 26 und 27).

	8-8,5	8,6-9	9,1-9,5	9,6-10	10,1-10,5	10,6-11	11,1-11,5	11,6-12	12,1-12,5	12,6-13	13,1-13,5	13,6-14	14,1-14,5
1)					2	4	30	41	30	9	1		
2)							2	12	17	5	2		
					7	10	17	52	32	10	3		
					4	9	26	51	26	5	3		
					4	10	17	42	17	7	3		

tatsächlich ist die Anzahl größer: etwa 69%. An sich will diese Abweichung nicht viel sagen, da ja die Ausbildung der Samen in hohem Maße von den äußeren Bedingungen abhängig ist. Es findet sich aber, daß unter den selbstbestäubten F_2 -Formen diejenige diesen Prozentsatz ungefähr festhält, die phänotypisch der F_1 gleicht, während die abweichenden Formen eine erhebliche Zunahme des Gehalts an tauben Samen zeigen: bis zu 82% und 90%.

Aufgezogen als F_3 wurden nur zwei Kombinationen: die Nachkommen eines der F_1 gleichenden kurzröhrigen und die Nachkommen

des etwas abweichenden langröhrigen Exemplares (49 I 2). Es ergibt sich das gleiche Bild: die F_3 der kurzröhrigen Pflanze hat einen höheren Prozentgehalt an guten Pollen; bei den Nachkommen des abweichenden Exemplares (s. Tabelle 2) gilt dies wiederum nur von denen, die mehr dem Typus der F_1 gleichen (hellgrüne Blätter, glatte Brakteen s. Tabelle 2 Nr. 9 u. 12). Die übrigen zeigen wieder eine starke Zunahme (s. Tab. 2 Nr. 10 u. 11) an leeren Pollenkörnern und bei Selbstbestäubung bis zu 92% tauben Samen.

Das Größenverhältnis der gesunden Pollenkörner ist, wie aus der Tabelle ersichtlich, stets das gleiche.

Ich schließe daraus, daß auch die leeren Pollenkörner eine genotypische Bedeutung haben und nehme an, daß sie einen Teil der Mischkombinationen enthalten, die aus den Spaltungen zwischen den väterlichen und mütterlichen Haploidkomplexen hervorgehen (vgl. Renner 1919, S. 371f.). Freilich muß betont werden, daß sich Mendelzahlen nicht ohne weiteres in den Prozentzahlen dieser Pollenkörner finden lassen werden, weil das Auftreten der leeren Körner in hohem Grade von den äußeren Bedingungen abhängig ist. Renner (1919, S. 338) gibt an, daß selbst die völlig homozygotische *Oe. Hookeri* unter Umständen im Pollen Nester von leeren Körnern aufweist. Um nun den Einfluß der äußeren Umstände möglichst auszuschalten, wurden nur gut entwickelte Blüten vom Hauptsproß einer Pflanze, deren Pollen während günstiger Witterung ausgereift war, zum Vergleich benutzt.

Ein weiterer Teil der Spaltungsprodukte geht als tauber Same zugrunde, so daß im Züchtungsexperiment nur der Typus der F_1 auftritt.

Die hier am Beispiel der *Oe. (suaveolens* \times *Cockerelli*) *suavis* angeführte Möglichkeit zur Erklärung des Abweichens von den Mendelschen Regeln und des Zustandekommens der Komplexe ist indessen nur eine Möglichkeit; bei andern Kreuzungen werden aller Erfahrung nach noch andere Momente hinzukommen, die der besonderen Erklärung bedürfen.

Bezüglich der tauben Pollenkörner ist noch zu bemerken, daß die hier vorliegende Sterilität, die auf der Entwicklungsunfähigkeit des Haplonten beruht, durchaus verschieden ist von einer Pollensterilität, wie sie z. B. die *Oe. lata* aufweist, die de Vries (Mutationstheorie, I, S. 287ff.) beschreibt. Bei dieser wird die Pollenentwicklung offenbar durch eine Störung im Soma des Diplonten gehemmt, wie sie sich ebenfalls in der abweichenden Ausbildung des Tapetums ausspricht.

Durch die neueren Untersuchungen an Önotheren hat es sich herausgestellt, daß die genotypisch bedingte Entwicklungsunfähigkeit in jedem Stadium des Lebensprozesses eines Bastardes in Erscheinung treten kann. Sie kann bereits die Haplonten an der Weiterentwicklung hindern, wobei die zwei Typen von entwicklungsunfähigen Pollenkörnern: die leeren und die inaktiven entstehen können. Es kann der Embryo im Samen zugrunde gehen, wodurch sich die tauben Samen bilden. Es kann die Keimpflanze schwächlich, mit mangelhaft gefärbten Kotyledonen absterben. Ein weiterer Schritt in der Reihe ist ein verhältnismäßig gesundes vegetatives Wachstum der Pflanzen, ohne daß sie jedoch fähig wäre, Blüten hervorzubringen. Endlich finden wir Pflanzen, die wohl Blüten besitzen, nicht aber imstande sind, Haplonten in diesen auszubilden. So stehen gerade die beiden an Önotheren beobachteten Typen der Pollensterilität an den zwei Endpunkten einer äußerst mannigfaltigen Reihe von Formen, die entweder gar nicht oder nur ganz mangelhaft analysierbar sind und die Mendelforschung bei den Önotheren in hohem Grade erschweren.

München-Nymphenburg, Botanisches Institut, im November 1920.

Literatur.

- Renner, Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 1917. Bd. 18. S. 121—294.
- Weitere Vererbungsstudien an Önotheren. Flora 1918. Bd. 111, 112 S. 641—667.
- Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Zeitschr. für Botanik. 1919. Bd. 11. S. 305—380.
- Oenothera Lamarckiana und ihre Bedeutung für die Mutationstheorie und für die Bastardforschung. Vorläufige Mitteilung. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 1919. S. 1—6 im Sonderabdruck.
- De Vries, Die Mutationstheorie. Bd. I. Leipzig 1901. Bd. II. Leipzig 1903.
- Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. Berlin 1913.
- Gute, harte und leere Samen von Oenothera. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 1916. Bd. 16. S. 239ff.
- Twin hybrids of Oenothera Hookeri. Genetics, 1918. S. 397ff.

Osteologische Unterscheidungs- merkmale der schweizerischen Feld- und Alpenhasen.

(*Lepus europaeus* Pall. und *Lepus medius varronis* Miller.)

Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung für wissenschaftliche Forschung
an der Universität Zürich.

Von **Walther Hauser.**

Allgemeines Vorwort.

Im Laufe der Jahre 1916—18 erwarb das zoologische Institut der Universität Zürich 108 Exemplare von Alpenhasen und ebensoviele von Feldhasen, alle schweizerischer Provenienz, über die auf S. 41—46 genauere Angaben vorliegen. In erster Linie war beabsichtigt, vergleichende Skelettuntersuchungen der beiden Hasenarten durchzuführen, die eine Grundlage für spätere Kreuzungsversuche bilden könnten. Es wurden aber auch die Balgpräparate aufbewahrt, welche im gleichen Sinne dienen sollen. Eine Individuenzahl wie die vorliegende, oben erwähnte, genügt natürlich nicht für eine regelrechte biometrische Untersuchung im modernen Sinne, aber es ist doch zu hoffen, daß die Resultate auch bei dieser beschränkten Individuenzahl nicht ohne größeren Wert seien; zum mindesten erlauben sie, mit einiger Sicherheit die wesentlichen Unterschiede des Skelettes der beiden Arten festzustellen, worüber ja bis jetzt durchaus keine Klarheit herrscht. Das Material konnte insbesondere dank einer größeren Unterstützung vonseiten der Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich beschafft werden.

Die Leitung des zoologischen Institutes bittet das Kuratorium dieser Stiftung, die Versicherung des ergebensten Dankes für seine Munizipal-entgegennehmen zu wollen.

Bei der Erwerbung des Materiales an Alpenhasen fand das zoologische Institut wertvolle Unterstützung bei Behörden und Privaten, denen auch hier der beste Dank ausgesprochen sei.

Vorwort des Verfassers.

Leider ist die vorliegende Arbeit untrennbar verknüpft mit dem tragischen Schicksal meines lieben Studienfreundes

Hans Schafroth von Burgdorf,

der auf Anregung unseres hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. K. Hescheler die Bearbeitung dieses dankbaren Themas begann, während ich mit einer Untersuchung über Amphibienrippen beschäftigt war. Da riß ihn mitten in schönster Tätigkeit die grausam tückische Grippe unbarmherzig heraus aus unserm Kreise, zu unserm großen Leid. Ich verlor in ihm einen lieben und treuen Kameraden. So war es mir, der ich ihm am nächsten stand, ein inneres Bedürfnis, seine verlassene Arbeit zu übernehmen und weiterzuführen. Vor allem aber möchte ich es nicht unterlassen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Hescheler herzlichst zu danken für sein verständnisvolles Entgegenkommen, mir die Arbeit meines Freundes zur Weiterführung zu übergeben, ebenso wie für die der Arbeit stets entgegengebrachte große Anteilnahme. Der Arbeit selbst gereichte die doppelte Untersuchung zum Vorteile, da durch die zwiefache Kontrolle die Zuverlässigkeit der Maße sich beträchtlich erhöhte.

Zum Schlusse möchte ich noch allen andern, die durch Rat und Tat mitwirkten an der Förderung der Arbeit, meinen wärmsten Dank abstatten, so besonders Herrn Prof. Dr. J. Strohl und Frl. Dr. M. Daiber, welche durch ihre immer bereitwillige freundliche Hilfe und rasche Einfühlung manche Klippe glücklich vermeiden halfen.

Inhaltsübersicht.

Allgemeiner Teil.		Seite
Material		35
Material-Tabellen		41
Technik		36
1. Homogenität des Materiales		36
2. Maße, allgemeine Gesichtspunkte		36
3. Instrumente		37
4. Indices		37
5. Kurven		38
6. Mittelwert		39
7. Transgressionen		39
8. Zusammenfassendes Beispiel mit Zuverlässigkeitsbestimmungen		40

Spezieller Teil.

	Seit.
Schädel	50
Bisher bekannte Unterschiede	51
1. Nasalia	51
2. Gaumenbrücke	51
3. Nasofrontalsutur	51
4. Occipito-Parietalsutur	51
5. Jochbogen	51
Eigene Untersuchungen	52
Index-Übersicht	52
Maß-Übersicht	53
Indices 1—19	54—68
Zusammenfassung der Resultate über den Schädel	69
Interparietale	71
Unterkiefer	72
Index-Übersicht	72
Maß-Übersicht	73
Indices 20—23	73—75
Astwinkel des Unterkiefers	76
Incisura semilunaris posterior	77
Zähne	77
1. Erster oberer Backenzahn	77
2. Obere Incisiven	78
3. Erster unterer Backenzahn	79
4. Letzter unterer Backenzahn	80
5. Untere Incisiven	80
6. Breite der untern Incisiven (Merkmal 25)	82
Scapula	82
Index-Übersicht	82
Maß-Übersicht	83
Indices 26—29 und Clavicula	83, 84
Becken	84
Index-Übersicht	84
Maß-Übersicht	84
Indices 30—35	85, 86
Extremitäten	86
Vorderextremität	87
Quotienten- und Index-Übersicht	87
Maß-Übersicht	87
Quotient 36 und 37	88
Quotient 38 und 39	89
Index 40 und 41	90
Index 42 und 43	91, 92
Zusammenfassung der Resultate über die Vorderextremität	92
Hinterextremität	92
Quotienten- und Index-Übersicht	92
Maß-Übersicht	93

Osteologische Untersuchungsmerkmale der schweizerischen Feld- u. Alpenhasen	35
	Seite
Quotient 44—46	93, 94
Quotient 47	94
Index 48 und 49	95, 96
Index 50 und 51	96, 97
Zusammenfassung der Resultate über die Hinterextremität	97
Gegenseitiges Extremitätenverhältnis usw.	98
Index-Übersicht	98
Index 52—59	98—102
Zusammenfassung des Verhältnisses von Vorder- zu Hinterextremität	102
Rangliste der Extremitäten-Indices und -Quotienten	104
Schwanzwirbel	104
Gesamtzusammenfassung	105
Literaturverzeichnis	107

Allgemeiner Teil.

Material.

Das Material, an welchem vorliegende Untersuchungen ausgeführt wurden, bestand aus 216 Hasenskeletten, je 108 Exemplaren von *Lepus medius varronis* Miller, dem Alpenschneehasen, und 108 Exemplaren von *Lepus europaeus* Pall., dem Feldhasen. Die Tiere selbst stammen aus den verschiedensten Gegenden der Schweiz, hauptsächlich aus dem Mittelland, aus Graubünden, den Walliser- und Berner Alpen. Präpariert wurden sie von den Herren Präparatoren Nägeli und Biedermann am zoologischen Museum der Universität Zürich, denen ich für ihre exakte Arbeit hier meinen besten Dank abstatte. Jedes Skelett kam separat in eine Kartonschachtel und Schachtel wie Skelett erhielten die gleiche Nummer. Ich selbst etikettierte noch jedes einzelne lose Skelettstück durch Auftragen der betreffenden Nummer mit Tusche, um so jede Verwechslung zu verunmöglichen. Es ist vor allem zu betonen, daß ein Haupterfordernis für eine einwandfreie Untersuchung dieser Art peinlichst genaue Etikettierung des Materiales zur absoluten Vermeidung jeglicher Verwechslung ist.

Außer dem Skelett wurden noch die Bälge präpariert und die Genitalien konserviert als Beleg für die Geschlechtszugehörigkeit und -reife; ferner wurde von jedem Individuum notiert das Datum des Abschusses, seine Herkunft, sowie Geschlecht und Gewicht, nebst der Ohrenlänge und der Gesamtlänge von der Schnauzenspitze zur Schwanzwurzel, wie aus der als Beispiel beigegebenen Tabelle ersichtlich ist.

Alpenhase.

Nr. 93 A.

Datum der Ankunft	Pro- venienz	Lieferant	Länge des Tieres	Länge der Ohren	Gewicht	Ge- schlecht	Genitalien
1917 3. Dez.	Etzel	Müller-Munz, Zürich	51 cm	12 cm	2220	♀	

Technik.

1. Homogenität des Materials.

In erster Linie trat eine Sichtung des Materiales ein. Abnormitäten, Mißbildungen, Kümmerformen usw. wurden nebst den juvenilen Formen ausgeschlossen und so unter konsequenter Anwendung eines gleichen Maßstabes ein gleichwertiges, somit vergleichbares Material geschaffen. Fragliches wurde durchweg eliminiert. Ein ideales Fundament für eine variationsstatistische, vergleichende Arbeit wäre natürlich gebildet durch Tiere gleichen Alters und gleichen Geschlechtes, unter möglichst gleichen Bedingungen aufgewachsen. Hinzufügen möchte ich, daß eine sichere Altersbestimmung an Hand der Knochen allein kaum möglich ist, weder nach der Größe noch nach dem Grade der Verknöcherung, da letztere bei verschiedenen Knochen ein und desselben Tieres verschieden fortgeschritten sein kann. Auch die Epiphysen können bei alten Tieren noch von der Diaphyse getrennt sein.

2. Maße, allgemeine Gesichtspunkte.

Die Maße, die hier verwendet wurden, sind teils bereits auf diesem Gebiet in die Osteometrie eingeführt, teils auch neu oder für die vorliegenden Formen extra modifiziert. Zu bevorzugen sind vor allem solche Maßpunkte,

1. die möglichst wenig der individuellen Variation unterworfen sind, wie Stellen ohne Höcker, mit scharfen glatten Konturen,
2. die nicht durch Muskelzug beeinflußt werden, also Gelenkenden, Vertiefungen usw.

Zur Zuverlässigkeit der Messungen gehört in erster Linie die Klarheit der Maße und Nathusius (17) hat gewiß Recht, wenn er S. 37 sagt, „daß Messungen nur dann brauchbar sind,

1. wenn dieselben keinen Zweifel lassen über Endpunkte der Maße, über die Ansatzpunkte des Zirkels;

2. wenn dieselben inbezug auf die gewählten Dimensionen diagnostische oder überhaupt morphologische Bedeutung haben.“

Sicherheit in der Maßdefinition wird wohl am besten erreicht mittelst Ergänzung des Textes durch eine Zeichnung, wiewohl auch dadurch nicht immer vollständige Klarheit geschaffen werden kann. Sieht man doch bei größerem Material zur Genüge, wie unendlich mannigfaltig die Variierung auch des genauest definierten Punktes ist, so daß es immer noch Sache des morphologischen Feingefühles, möchte ich fast sagen, des Messenden bleibt, konsequent und im Sinne des Maßes jeweils das Instrument anzusetzen. Wichtig ist, wie gesagt, die konsequente Durchführung des einmal gewählten, im Wesen des Maßes bedingten Prinzipes.

Im übrigen wurden die Messungen, die am völlig ausgetrockneten Materiale ausgeführt wurden, meist mehrere Male kontrolliert und auf diese Weise die physiologisch wie psychologisch bedingten Fehlerquellen möglichst reduziert, umso mehr, da ja zwei Beobachter in Betracht kommen. Die Erläuterung der einzelnen Maße selbst erfolgt am gegebenen Ort im speziellen Teil.

3. Instrumente.

Das Instrumentarium bestand aus: 1. einem großen Gleitzirkel mit geraden Spitzen und Nonius, 2. einem kleinen Gleitzirkel mit geraden und gekreuzten Armen sowie Nonius, 3. einem kleinen Gleitzirkel mit geraden Spitzen und gebogenen Armen und Nonius, 4. einem Transporteur zur Winkelmessung, 5. einem Abbéschen Zeichnungsapparat auf Lupenstativ.

4. Indices.

Messungen erhalten erst dann ihren richtigen Anschauungswert, wenn sie verglichen, in Beziehung gesetzt werden. Besonders wenn Dimensionen von zwei verschiedenen Spezies miteinander verglichen werden sollen, sind absolute Zahlen ungenügend, hängen sie doch völlig ab von der allgemeinen Größenentwicklung der betreffenden Individuen, so daß man nicht weiß, was davon auf Konto des Alters zu setzen ist und wieviel auf Konto des Artunterschiedes. Hier helfen nur relative Zahlen, die wir erhalten, indem wir zwei Dimensionen am gleichen Objekt zueinander in Beziehung setzen und aus je zwei absoluten Zahlen eine relative Zahl bilden. Dieser neue Wert, die Verhältniszahl oder der sog. Index (*indicere* = anzeigen) gibt an, in welchem Verhältnis

die beiden Dimensionen zueinander stehen. Und zwar geschieht dies in der Weise, daß man die eine Dimension, aus praktischen Gründen die kleinere, in Prozenten der größeren, welche = 100 gesetzt wird, ausdrückt. Beispiel:

Nasalia-Länge von Feldhase Nr. 62 = 46,0 mm,

Nasalia-Breite „ „ „ „ = 24,0 mm.

Man will das Verhältnis der Nasaliabreite (kleineres Maß) zur Nasalia-länge berechnen, also den Längenbreitenindex. Somit ergibt sich folgende Proportion:

$$46 : 24 = 100 : x,$$

$$x = \frac{24 \times 100}{46} = 52,17 = \text{Längenbreitenindex}$$

der Nasalia von Feldhase Nr. 62. Man multipliziert also das kleinere Maß (k) mit 100 und dividiert durch das größere (G) und stellt so die allgemeine Formel auf:

$$\text{Index} = \frac{k \times 100}{G}.$$

Dies zur Orientierung über die anthropologische Indexmethode, die ein wichtiges Fundament vorliegender Arbeit bildet (vergl. Martin, R., Lehrbuch der Anthropologie [14]).

5. Kurven.

Die so berechneten Indices wurden nun zwecks graphischer Darstellung in ein Koordinatensystem eingetragen. Auf der Abscisse sind von links nach rechts in gleichen Abständen die Klasseneinheiten abgetragen, auf den Ordinaten ebenfalls in gleichen Abständen die Frequenz der betreffenden Klassen. Die Endpunkte der Ordinaten wurden durch Gerade verbunden und so die Frequenzkurve oder das Variationspolygon erhalten. Als Variationsbreite bezeichnet man dann den horizontalen Abstand zwischen der niedrigsten und höchsten Indexklasse (vergl. Fig. 3, S. 55).

Dadurch, daß die Daten von beiden Hasenarten in ein und dasselbe Koordinatensystem eingetragen sind, ergibt sich sofort ein übersichtliches Bild über das Verhalten beider Arten hinsichtlich des betreffenden Index. Zwei Extreme sind möglich:

1. Die Frequenzpolygone decken sich ungefähr, sowohl in der Variationsbreite wie auch im Verlauf der Kurve — die beiden Arten unterscheiden sich nicht in diesem Merkmal.

2. Die Frequenzpolygone sind getrennt — eine Unterscheidung der Arten in diesem Merkmal ist berechtigt. Ein seltener Fall.

Dazwischen sind alle Übergänge möglich und auch realisiert. Um nun System in dieses Gros der Übergänge zu bringen und sie doch einer exakten Beurteilung und systematischen Verwertung zugänglich zu machen, habe ich zwei Daten fixiert, erstens die Mittelwerte und zweitens die Zahl der Transgressionen.

6. Mittelwert.

Bei zwei- bis mehrgipfligen, unregelmäßigen Kurven ist es ohne genauere mathematische Untersuchung rein auf Grund des Kurvenbildes schwer oder überhaupt nicht zu sagen, welche Klassengröße nun eigentlich den Vorrang vor allen übrigen beanspruchen darf, d. h. dem Durchschnittswert aller Individuen entspricht. Da ist die mathematische Berechnung des arithmetischen Mittels, d. i. des Mittelwertes unerlässlich als Basis für weitere Schlüsse. Der Mittelwert M wurde somit berechnet nach der Formel

$$M = \frac{\sum (p \times V)}{n}, \text{ wobei}$$

p die Frequenz einer jeden Variantenklasse,

V ihren absoluten Wert,

n die Gesamtzahl aller an der Kurve beteiligten Individuen und

\sum das Summationszeichen bedeutet.

Bei oft großer gemeinsamer Variationsbreite können die Mittelwerte trotzdem gut getrennt sein, indem eben die gemeinsamen Klassen eine geringe Frequenz zeigen (z. B. Fig. 26, S. 97).

7. Transgressionen.

Um der Mannigfaltigkeit der Kurvenüberschneidung noch weiter ihren unbestimmten Charakter zu nehmen und dieses variable gegenseitige Verhalten von Gemeinsamkeit und Trennung in präzise Zahlen zu bannen, habe ich die Zahl der Fälle, die beiden Polygonen gemeinsam sind, gegenseitig ins andere Gebiet hinübergreifen, die sog. Transgressionen (transgredi = überschreiten), in Prozenten der an der Artkurve beteiligten Individuenzahl ausgedrückt. In den Fällen einer ungleichen Individuenzahl beider Arten habe ich das arithmetische Mittel genommen.

Beispiel (Index 41):

Beiden Kurven gemeinsame Fälle . .	13
Individuenzahl der Alpenhasenkurve . . .	85
Individuenzahl der Feldhasenkurve . . .	73

Arithmetisches Mittel = 79

$$\text{Transgressionen in } \% = \frac{13 \times 100}{79} = 16,46 \%$$

Damit haben wir ein Kriterium gewonnen, an welchem wir entscheiden können, ob im gegebenen Falle ein Unterschied vorliegt oder nicht.

Transgressionen unter 50% berechtigen zu einer Unterscheidung, über 50% nicht. Im letzteren Falle begnügen wir uns sprachlich mit allgemeinen Ausdrücken wie: „zeigt Tendenz zu“ usw., wenn nicht völlige Negierung durch gar zu hohe Transgressionen begründet ist.

Diese drei Daten: Variationsbreite, Mittelwert und Transgressionen bilden für uns das genügende Fundament, auf welchem wir die weiteren Schlüsse aufbauen, — genügend, weil die Arbeit keine vollständige biometrische sein will und kann aus Mangel an reichem und homogenem Material. Es ist eine kritisch-taxonomische osteologische Studie, die als Mittel zu einem anderen Zweck sich einiger einschlägiger Begriffe der Biometrik als Sonde bedient.

Ich will der Klarheit halber an einem einheitlichen Beispiel, nämlich Index 59, (die Radiuslänge in % der Tibiallänge, S. 102), alle die mathematischen Operationen noch einmal zusammenfassend darlegen und zugleich zeigen, welchen Weg eine genauere Präzisierung gehen könnte (nach Lang).

Die Tabellen (S. 41—46) geben einen Überblick über die Indexwerte der Feldhasen Nr. 1—108, der Alpenhasen Nr. 1—108, nebst den näheren Angaben über Geschlecht, Herkunft und Ankunft.

Diese Indices sind nun zu ordnen nach ihrer Größe, nachdem sie in ganzzahlige Größen verwandelt sind. (Unter 0,5 habe ich abgerundet, 0,5—0,9 zur nächsten Klasse aufgerundet.) Nehmen wir zuerst den Alpenhasen. Da ergibt sich als niedrigster Wert 67 und zwar kommt er viermal vor. Die Häufigkeits- oder Frequenzziffer dieser Variante ist also 4. Die nächst höhere Klasse ist 68 mit der Frequenzziffer 7 (vergl. auch Fig. 33), wir haben 7 Varianten mit dem Index 68. Daran schließt sich Klasse 69 mit Frequenzziffer 15, Klasse 70 mit der größten Frequenz 33, dann die höhere Klasse 71 mit wenigen Varianten, nämlich 12 und zum Schluß Klasse 72 mit nur 5 Varianten. Wie überall: Die extremen Fälle sind in der Minderheit.

Wir können nun die Kurve zeichnen:

auf der Abscisse die Klassen . . .	67	68	69	70	71	72,
auf der Ordinate die Frequenz . . .	4	7	15	33	12	5.

(Die Kurve muß von der 0ten Frequenz ihren Ausgang nehmen, um eine event. vorkommende Klasse mit der Frequenz 0 darin auch eintragen zu können. Vergl. z. B. Fig. 4, Klasse 91, Alpenhase.)

Feldhasen.

Nr. und Ge- schlecht	Herkunft		Ankunft	Index 59
	Ort	Kanton		
1 ♂ ₃	Fully	Wallis	11. X. 1916	76,1
2 ♀ + ♂	"	"	24. X. 1916	74,3
3 ♀ + ♂ + ♂	"	"	26. X. 1916	—
4 ♀ + ♂	"	"	31. X. 1916	74,9
5 ♂ ₃	"	"	9. XI. 1916	76,1
6 ♀ + ♂	"	"	11. XI. 1916	74,7
7 ♀ + ♂	?	?	22. XI. 1916	—
8 ♂ ₁	Fully	Wallis	25. XI. 1916	76,5
9 ♂ ₁	Turbental	Zürich	28. XI. 1916	75,2
10 ♂ ₁	"	"	28. XI. 1916	76,7
11 ♀ + ♂	"	"	28. XI. 1916	77,2
12 ♀ + ♂ + ♂	"	"	28. XI. 1916	75,3
13 ♀ + ♂	Killwangen	Aargau	1. XII. 1916	73,3
14 ♂ ₃	Flawil	St. Gallen	1. XII. 1916	76,6
15 ♀ + ♂	?	Zürich	9. XII. 1916	73,9
16 ♂ ₁	?	"	9. XII. 1916	74,5
17 ♀ + ♂	Oberes Tößtal	"	12. XII. 1916	76,6
18 ♀ + ♂ + ♂	"	"	12. XII. 1916	75,9
19 ♂ ₃	"	"	12. XII. 1916	74,6
20 ♂ ₃	"	"	12. XII. 1916	76,9
21 ♀ + ♂	Fully	Wallis	12. XII. 1916	76,4
22 ♀ + ♂	"	"	12. XII. 1916	75,7
23 ♂ ₃	?	Zürich	12. XII. 1916	75,0
24 ♀ + ♂	?	"	12. XII. 1916	75,3
25 ♂ ₃	?	"	12. XII. 1916	75,5
26 ♀ + ♂	Chiboz (Fully)	Wallis	16. XII. 1916	73,9
27 ♂ ₁	Six Rotze (Fully)	"	16. XII. 1916	—
28 ♀ + ♂ + ♂	"	"	16. XII. 1916	73,2
29 ♀ + ♂	?	Zürich	30. XII. 1916	76,8
30 ♂ ₃	Buitona (Fully)	Wallis	15. IX. 1917	—
31 ♀ + ♂	"	"	15. IX. 1917	—
32 ♂ ₁	Eglise plaine (Fully)	"	20. IX. 1917	—
33 ♂ ₁	Branson plaine (Fully)	"	20. IX. 1917	—
34 ♀ + ♂	Wollerau	Schwyz	4. X. 1917	74,2
35 ♀ + ♂	"	"	4. X. 1917	75,1
36 ♂ ₃	oberhalb Feldis, ca. 1600 m	Graubünden	4. X. 1917	—
37 ♂ ₁	oberhalb Trins	"	4. X. 1917	—
38 ♂ ₁	Malix, 1400 m	"	4. X. 1917	—
39 ♀ + ♂	Flims	"	4. X. 1917	—
40 .	Tomils-Domleschg	"	4. X. 1917	76,0

Feldhasen.

Nr. und Ge- schlecht	Herkunft		Ankunft	Index 59
	Ort	Kanton		
41 O_3	Gänsbrunnen	Solothurn	6. X. 1917	—
42 $\text{O}_3 + \text{O}$	Gänsbrunnen	"	6. X. 1917	—
43 O_3	Ennetmoos	Unterwalden	8. X. 1917	—
44 O_3	Fully	Wallis	15. X. 1917	—
45 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	15. X. 1917	—
46 $\text{O}_3 + \text{O}$	Truttikon	Zürich	16. X. 1917	76,1
47 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	16. X. 1917	74,4
48 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	16. X. 1917	73,6
49 O_3	Töftal	"	16. X. 1917	—
50 $\text{O}_3 + \text{O}$	Trins	Graubünden	16. X. 1917	—
51 O_3	"	"	16. X. 1917	—
52 $\text{O}_3 + \text{O}$	Witzwil	Bern	18. X. 1917	—
53	Ins	"	20. X. 1917	74,3
54 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	20. X. 1917	73,9
55 $\text{O}_3 + \text{O}$	Chur — Ems	Graubünden	20. X. 1917	76,2
56 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	20. X. 1917	—
57 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	20. X. 1917	—
58 O_3	Fully	Wallis	20. X. 1917	75,2
59 O_3	"	"	24. X. 1917	75,5
60 O_3	"	"	24. X. 1917	—
61 O_3	Lehmatt, Stanserhorn	Unterwalden	25. X. 1917	—
62 $\text{O}_3 + \text{O}$	Rafzerfeld	Zürich	25. X. 1917	75,6
63 O_3	"	"	25. X. 1917	75,1
64 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	25. X. 1917	76,9
65 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	25. X. 1917	73,4
66 O_3	"	"	25. X. 1917	76,8
67 O_3	Garettes (Fully)	Wallis	26. X. 1917	—
68 O_3	"	"	26. X. 1917	—
69 $\text{O}_3 + \text{O}$	"	"	26. X. 1917	—
70 $\text{O}_3 + \text{O}$	Steinibach-Dallenwil	Unterwalden	2. XI. 1917	72,8
71 $\text{O}_3 + \text{O}$	Bleikigrat, südl. Buochserhorn	"	2. XI. 1917	72,8
72 $\text{O}_3 + \text{O}$	Rohren, Ennetmoos	"	3. XI. 1917	—
73 $\text{O}_3 + \text{O}$	Ems	Graubünden	6. XI. 1917	74,6
74 O_3	Haldenstein bei Chur	"	6. XI. 1917	—
75 O_3	Passugg	"	6. XI. 1917	74,6
76 $\text{O}_3 + \text{O}$	Guntalingen	Zürich	6. XI. 1917	73,6
77 $\text{O}_3 + \text{O}$	Sihlegg, Schindellegi	Schwyz	6. XI. 1917	73,3
78 O_3	"	"	6. XI. 1917	75,0
79 O_3	Maladers bei Chur	Graubünden	9. XI. 1917	76,7
80 O_3	Trimmis bei Chur	"	9. XI. 1917	74,3

Feldhasen.

Nr. und Ge- schlecht	Herkunft		Ankunft	Index 59
	Ort	Kanton		
81 +0	Maladers bei Chur	Graubünden	9. XI. 1917	74,4
82 +0 +0	Prada	"	12. XI. 1917	75,7
83 Q ₃	Malix	"	12. XI. 1917	75,8
84 Q ₃	Ems	"	12. XI. 1917	—
85 Q ₃	St. Peter	"	12. XI. 1917	—
86 +0 +0 +0	Langwies	"	12. XI. 1917	—
87 +0 +0 +0 +0	Dallénwil, im Gäbli	Unterwalden	13. XI. 1917	—
88 +0 +0 +0 +0	Russikon	Zürich	18. XI. 1917	75,8
89 Q ₃	Fehraltorf	"	20. XI. 1917	76,6
90 Q ₃	Uto	"	20. XI. 1917	74,8
91 Q ₃	Neerach	"	20. XI. 1917	73,4
92 +0 +0 +0 +0	Hinterberg	Unterwalden	22. XI. 1917	76,0
93 Q ₃	Blattibergwald	"	27. XI. 1917	77,8
94 Q ₃	Wald	Zürich	27. XI. 1917	73,0
95 +0 +0 +0 +0	"	"	28. XI. 1917	75,1
96 Q ₃	Groß Schlierental, Südhang	Unterwalden	30. XI. 1917	74,6
97 Q ₃	Hinterberg-Alpnach	"	30. XI. 1917	75,4
98 Q ₃	Nieder-Rickenbach	"	1. XII. 1917	73,7
99 Q ₃	Schofeld, Pilatus	"	4. XII. 1917	75,1
100 +0 +0 +0 +0	Disentis	Graubünden	5. XII. 1917	74,3
101 Q ₃	"	"	5. XII. 1917	74,4
102 Q ₃	Buochserhorn, Ochsenweid	Unterwalden	7. XII. 1917	75,6
103 +0 +0 +0 +0 +0	Sulzmattli-Wiesenberg	"	8. XII. 1917	73,1
104 +0 +0 +0 +0 +0	Dallenwil	"	8. XII. 1917	—
105 +0 +0 +0 +0 +0 +0	Leitern, Wiesenberg	"	8. XII. 1917	—
106 +0 +0 +0 +0 +0 +0	Mütterschwandenberg, Halten	"	13. XII. 1917	77,5
107 Q ₃	Mütterschwandenberg, Zingel	"	13. XII. 1917	74,5
108 Q ₃	Gypsberg, Stanserhorn	"	18. XII. 1917	74,2

Alpenhasen.

Nr. und Ge- schlecht	Herkunft		Ankunft	Index 59
	Ort	Kanton		
1 ♂	St. Antönien, Schollberg, ca. 2100 m Graubünden	Graubünden	28. IX. 1916	—
2 ♀	St. Antönien, Hasenflüeli, ca. 2200 m Graubünden	"	5. X. 1916	69,0

Alpenhasen.

Nr. und Ge- schlecht	Herkunft		Ankunft	Index 59
	Ort	Kanton		
3 ♀	Wie Nr. 2	Graubünden	5. X. 1916	—
4 ♀	Ragaz, Gemeindebann Pfäfers, 1600 m	St. Gallen	7. X. 1916	71,3
5 ♀	St. Antönien, Schollberg, 2150 m	Graubünden	11. X. 1916	71,9
6 ♀	Gummen, 1900 m	Bern	15. X. 1916	69,3
7 ♀	Kuhmattenfluh, 1900 m	"	15. X. 1916	69,5
8 ♀	Habkern, oberhalb Gsapf, 1900 m	"	21. X. 1916	71,5
9 ♀	Habkern, Gemmenalphorn, 2000 m	"	21. X. 1916	—
10 ♀	Fully	Wallis	24. X. 1916	69,6
11 ♀	Safiental	Graubünden	27. X. 1916	70,7
12 ♀	"	"	27. X. 1916	72,2
13 ♀	Münstertal	"	30. X. 1916	67,4
14 ♀	Bohlberg, 1700 m	Bern	1. XI. 1916	70,1
15 ♀	St. Antönien, Gafia, 1800 m	Graubünden	2. XI. 1916	70,1
16 ♀	Wie Nr. 15	"	2. XI. 1916	—
17 ♀	Flims, Flimserstein	"	2. XI. 1916	69,2
18 ♀	Wie Nr. 17	"	2. XI. 1916	70,0
19 ♀	Wie Nr. 17	"	2. XI. 1916	68,2
20 ♀	Münstertal	"	4. XI. 1916	—
21 ♀	"	"	4. XI. 1916	68,1
22 ♀	"	"	4. XI. 1916	70,4
23 ♀	Bohlberg, 1700 m	Bern	8. XI. 1916	69,2
24 ♀	Stwissi, 1700 m	"	8. XI. 1916	—
25 ♀	Bohlhächt, 1750 m	"	9. XI. 1916	70,3
26 ♀	Fully	Wallis	9. XI. 1916	—
27 ♀	Schwarzhorn-Bellenhöchst, 1550 m	Bern	19. XI. 1916	71,0
28 ♀	Neßleren-Oberberg, 1600 m	"	20. XI. 1916	67,6
29 ♀	Bellenhöchst, 1900 m	"	20. XI. 1916	—
30 ♀	"	"	27. XI. 1916	71,6
31 ♀	Bellenhöchst, 1800 m	"	27. XI. 1916	70,4
32 ♀	?	?	28. XI. 1916	69,3
33 ♀	Disentis	Graubünden	29. XI. 1916	70,3
34 ♀	Kt. Graubünden	"	12. XII. 1916	—
35 ♀	Berg Schwalmis, Ennetmoos, 1850 m	Nidwalden	11. IX. 1917	—
36 ♀	Feldis	Graubünden	4. X. 1917	69,5
37 ♀	Schuls, Unt. Engadin, 1300 m	"	10. X. 1917	70,5
38 ♀	Oberer Steinberg, 1800 m,	Bern	16. X. 1917	—
39 ♀	Ochsenweid, Buochserhorn, 1700 m	Nidwalden	16. X. 1917	70,9
40 ♀	Musenalp	"	17. X. 1917	70,4
41 ♀	Buochserhorn	"	17. X. 1917	69,4

Alpenhasen.

Nr. und Ge- schlecht	Herkunft		Ankunft	Index 59
	Ort	Kanton		
42 +0	Blumental, Mürren, 1800 m	Bern	18. X. 1917	—
43 +0	Untersteinberg, 1500 m	"	19. X. 1917	—
44 +0	Busenalp, 2000 m	"	19. X. 1917	70,2
45 +0	"	"	19. X. 1917	—
46 +0	Obersteinberg	"	19. X. 1917	69,2
47 +0	"	"	19. X. 1917	—
48 +0	Untersteinberg	"	19. X. 1917	—
49 +0	Schildflühen, 1800 m, nordw. Abhang des Stanserhorns	Nidwalden	22. X. 1917	—
50 +0	Val Tuors, 2100 m	Graubünden	24. X. 1917	—
51 +0	Gümmelwald, 1200 m	Bern	27. X. 1917	70,4
52 +0	Alp Nova, 1550 m	Graubünden	27. X. 1917	69,7
53 +0	"	"	27. X. 1917	69,4
54 +0	Lindenwald, 1600 m	"	27. X. 1917	—
55 +0	"	"	27. X. 1917	71,8
56 +0	Hohen Stein, St. Antönien	"	27. X. 1917	—
57 +0	Hohen Stein	"	27. X. 1917	—
58 +0	Hasenflüeli, 1700 m	"	27. X. 1917	68,1
59 +0	Bründli, 1500 m	Bern	1. XI. 1917	67,4
60 +0	Aschuel, 1500 m	Graubünden	5. XI. 1917	71,0
61 +0	Bei St. Antönien, 1570 m	"	5. XI. 1917	—
62 +0	Garschina, 1600 m	"	5. XI. 1917	—
63 +0	Tschuogerwald, 1600 m	"	5. XI. 1917	68,9
64 +0	Alp Singsgau, Ober-Rickenbach, 1700 m	Unterwalden	9. XI. 1917	69,4
65 +0	Blumental, 1700 m	Bern	12. XI. 1917	69,4
66 +0	"	"	12. XI. 1917	—
67 +0	"	"	12. XI. 1917	—
68 +0	Alp Camperdun, 1800 m, bei Elm	Glarus	13. XI. 1917	—
69 +0	Jätz bei Elm, 1000—1200 m	"	13. XI. 1917	71,4
70 +0	Alp Camperdun, 1800 m, bei Elm	"	13. XI. 1917	—
71 +0	Jätz	"	13. XI. 1917	70,6
72 +0	Oberer Steinberg, 1800 m	Bern	16. XI. 1917	70,0
73 +0	Unterer Steinberg	"	16. XI. 1917	69,8
74 +0	Oberer Steinberg, 1800 m	"	16. XI. 1917	—
75 +0	Sayis, 1100 m	Graubünden	17. XI. 1917	70,0
76 +0	Oberer Steinberg, 1800 m	Bern	22. XI. 1917	70,2
77 +0	Brünkli, Spielboden, Mürren, 1800 m	"	22. XI. 1917	—
78 +0	Bei Mürren, 1800 m	"	22. XI. 1917	69,8
79 +0	Grünenwald ob Altdorf	Uri	22. XI. 1917	70,6
80 +0	"	"	22. XI. 1917	69,5

Alpenhasen.

Nr. und Ge- schlecht	Herkunft		Ankunft	Index 59
	Ort	Kanton		
81 ♀	Graubünden	Graubünden	23. XI. 1917	69,4
82 ♀	"	"	23. XI. 1917	69,7
83 ♀	"	"	23. XI. 1917	67,6
84 ♀	"	"	23. XI. 1917	70,2
85 ♀	"	"	23. XI. 1917	69,5
86 ♀	"	"	23. XI. 1917	67,0
87 ♀	"	"	23. XI. 1917	70,1
88 ♀	Mürren	Bern	24. XI. 1917	69,2
89 ♀	Pilatus, Nordseite, 1900 m	Luzern	28. XI. 1917	70,4
90 ♀	"	"	28. XI. 1917	67,0
91 ♂	Hinterrhein, 1650 m	Graubünden	28. XI. 1917	69,6
92 ♀	Etzel, Kt. Schwyz, ca. 1100 m	Schwyz	3. XII. 1917	70,2
93 ♀	"	"	3. XII. 1917	69,4
94 ♀	Umgebung von Disentis, ca. 1200 m	Graubünden	5. XII. 1917	68,4
95 ♀	Gaisstaffel, unweit Matt, 1450 m	Glarus	8. XII. 1917	69,7
96 ♀	Partnun-Staffel, 1800 m	Graubünden	10. XII. 1917	70,3
97 ♀	Alp Rieseten, Krauchtal, 1400 m	Glarus	12. XII. 1917	67,9
98 ♀	"	"	12. XII. 1917	70,7
99 ♂	Haldialp, Oberrickenbach, 1650 m	Unterwalden	18. XII. 1917	70,3
100 ♂	"	"	18. XII. 1917	70,0
101 ♂	Eingang auf Plasseggia, 2100 m	Graubünden	18. X. 1918	—
102 ♂	Garschina, 2200 m	"	26. X. 1918	70,5
103 ♀	Meyerhoferälpli, 2100 m	Graubünden, St. Antönien	26. X. 1918	—
104 ♀	Ascharinaälpli, 1800 m		19. XI. 1918	70,4
105 ♂	"		19. XI. 1918	71,4
106 ♀	"	Graubünden	19. XI. 1918	—
107 ♂	Partnun, 1700 m		3. XII. 1918	70,4
108 ♂	"	"	7. XII. 1918	68,5

Die Variationsbreite geht somit von 67—72, und die Summe aller an der Kurve beteiligten Individuen, allgemein, mit dem Zeichen n bezeichnet, beträgt hier beim Alpenhasen 76. Wie groß ist nun der Mittelwert M ? Seine Berechnung erfolgt nach S. 39 nach der Formel

$$M^A = \frac{\sum (p \times v)}{n}. \text{ Darnach erhalten wir}$$

$$M^A = \frac{4 \times 67 + 7 \times 68 + 15 \times 69 + 33 \times 70 + 12 \times 71 + 5 \times 72}{76}$$

oder

$$M^A = \frac{268 + 476 + 1035 + 2310 + 852 + 360}{76}$$

oder $M^A = \frac{5301}{76} = 69,75$. Der gefundene Mittelwert wird nun als Vertikale in die Kurve eingetragen.

In genau der gleichen Weise bestimmen wir den Mittelwert für die Feldhasen

$$M^F = 75,15.$$

Aus den Variationsbreiten geht hervor, daß keine Transgression vorliegt. Bis jetzt hätten wir also folgende drei Daten ermittelt:

Variationsbreite der Feldhasen = 73—78,

Variationsbreite der Alpenhasen = 67—72,

Mittelwert der Feldhasen = 75,15,

Mittelwert der Alpenhasen = 69,75.

Transgressionen = 0.

Nun wollen wir hier aber noch weitergehen und, den vorliegenden Fall gleich herausgreifend, einmal die Zuverlässigkeit des Mittelwertes beleuchten. Es ist klar, daß, je mehr Material ich untersuche, der berechnete Mittelwert sich umso mehr dem wahren Mittelwert nähert, d. h. dem Mittelwerte, den ich aus allen überhaupt vorkommenden einheimischen Feld- resp. Alpenhasen erhalten würde. Die Zuverlässigkeit, mit welcher die verschiedenen Mittelwerte den wahren Mittelwert repräsentieren, wird entsprechend größer, doch nicht proportional. Denn habe ich z. B. einen Mittelwert aus einem Material von 100 000 Hasen, so wird die Abweichung vom Mittelwert aus einer Million Hasen aller Wahrscheinlichkeit nach so gering, daß sie vielleicht nur einen Tausendstel oder noch weniger betragen würde.

Der Grad, das Maß dieser Unsicherheit, mit dem ein aus einer Individuenzahl n gewonnener Mittelwert den wahren Mittelwert repräsentiert, wird als der mittlere Fehler des Mittelwertes aus n -Varianten bezeichnet. Die Formel für den mittleren Fehler, der mit dem Buchstaben m bezeichnet wird, lautet:

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

σ (gr. Sigma) ist das Zeichen für die sog. Standardabweichung, Hauptabweichung, Streuung oder Variabilitätsindex.

Bevor wir also m berechnen können, müssen wir σ kennen und ermitteln. Gehen wir aus von der Betrachtung einer Normalkurve, die dem Binomium $(1 + 1)^n$ entspricht, wobei n als eine sehr große Zahl oder ∞ angenommen wird; diese schön symmetrische Kurve hat etwa die Form eines Wellenberges und stellt das Idealbild aller biometrischen Kurven dar. Diese Kurve zerfällt nun mit Bezug auf die Art der Bregrenzung des von ihr eingefassten Areales in drei Strecken. Die mittlere Strecke ist gegen das Areal zu konkav, die beiden seitlichen konvex. Auf den Flanken der Kurve muß links und rechts je ein Punkt existieren, wo die zentrale Konkavität in die seitliche Konvexität übergeht. Diese Wendepunkte, auf die Abszissenachse projiziert, bezeichnen die sog. Standardabweichung, den halben Parameter der Kurve.

Die Formel zu ihrer Berechnung lautet

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p x^2}{n}} \text{ bzw. } \sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p x^2}{n - 1}}$$

für kleinere Populationen wie die vorliegende.

Σ = Summationszeichen,

p = Frequenz einer Klasse, die Zahl der Varianten, die in einer Klasse vorkommen,

α = Abweichung einer Klasse vom Mittelwert.

Da der berechnete Mittelwert selten mit der höchstfrequentierten Klasse genau zusammenfällt, so wird auch α und α^2 eine gebrochene Zahl. Um die damit verbundene umständliche Rechnerei zu umgehen, wählt man als Ausgangspunkt nicht den berechneten Mittelwert, sondern eine frei gewählte Ausgangsklasse A, natürlich meist die dem Mittelwert zunächst stehende. Dadurch wird die Abweichung der einzelnen Klassen von A überall da, wo die Klassenspierräume in ganzen Zahlen ausgedrückt werden, ebenfalls in ganzen Zahlen angegeben, sehr zum Vorteil beim Rechnen. Die Unstimmigkeit, die durch die Differenz von M und A entsteht, wird zum Schluß dann korrigiert. So haben wir an Stelle der kürzesten theoretischen Formel nun eine scheinbar kompliziertere Berechnungsformel für σ , welche lautet:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2}.$$

a (nicht α !) = Abweichung irgend einer Variantenklasse von der freigewählten Ausgangsklasse A,

b = Abweichung des Mittelwertes M von A.

Dies ist aber aus gewissen Gründen, auf die wir hier nicht genauer einzugehen haben, immer noch nicht die wahre, genaue Standardabweichung. Letztere, mit σ_1 bezeichnet, ergibt sich aus σ nach folgender Gleichung:

$$\sigma_1^2 = \sigma^2 - \frac{c^2}{12},$$

wobei c den Klassenspielraum bedeutet. Wenn $c = 1$ ist wie bei uns und wir für σ die Berechnungsformel

$$\pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2}$$

einsetzen, so lautet nun die definitive, sog. Korrekturformel von Sheppard

$$\sigma_1 = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2 - \frac{1}{12}}$$

oder

$$\sigma_1 = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2 - 0,08333}.$$

Gehen wir nun über zur Berechnung von σ nach der Formel

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2}$$

worin wir für n dann $n - 1$ einsetzen zufolge unserer kleineren Population. Zunächst berechnen wir $\Sigma p a^2$ beim Alpenhasen. Als A-Klasse nehmen wir Klasse 70.

Korrespondierende Klassen	A	71	72	73
	70	69	68	67
a , Abweichung von A \pm	0	1	2	3
Frequenz (p) der Plusklassen	(33)	12	5	0
" " Minusklassen	(33)	15	7	4
p Summen ohne Berücksichtigung der Vorzeichen	(33)	27	12	4
Multipliziert mit a^2 d. h. mit	0	1	4	9
Produkte $p a^2 =$		27	48	36
Die Summe aller dieser Produkte $\Sigma p a^2 =$ 111.				

Nun berechnen wir $\frac{\sum p a^2}{n-1}$. n (die Summe aller Varianten) ist 76.

$$\frac{\sum p a^2}{n-1} = \frac{111}{75} = 1,480.$$

Davon ist b^2 abziehen. b ist die Abweichung des Mittelwertes von der Ausgangsklasse, $= M - A = 69,75 - 70 = -0,25$. $b^2 = 0,0625$.

$$\text{Also } \frac{\sum p a^2}{n-1} - b^2 = 1,4800 - 0,0625 = 1,41750.$$

Die genaue, wahre Standardabweichung σ_1 erhalten wir erst nach Abzug der Sheppardschen Korrektur,

$$\begin{aligned}\sigma_1^A &= \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n-1} - b^2 - \frac{1}{12}} \\ &= \pm \sqrt{1,41750 - 0,08333} = \sqrt{1,33417} \\ &= \pm 1,1551.\end{aligned}$$

Kehren wir nach diesem langen Umweg zurück zu unserer Formel für den mittleren Fehler des Mittelwertes $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$. Darnach ist

$$m^A = \frac{1,1551}{\sqrt{76}} = \frac{1,1551}{8,7178} = 0,13249.$$

Der biometrisch exakte Mittelwert des Alpenhasenindex 59 lautet somit

$$M^A \pm m = 69,75 \pm 0,13249.$$

Die Biometriker sagen nun übereinstimmend, „daß man aus dem empirischen Mittelwert M mit Hilfe des mittleren Fehlers m desselben, mit vollständig genügender Sicherheit die Grenzen bestimmen kann, innerhalb welcher der wahre Mittelwert (d. h. der Mittelwert einer entsprechenden, aber ungeheuer großen Population) liegt, wenn man auf der einen Seite zum empirischen Mittelwert seinen dreifachen mittleren Fehler hinzuzählt und auf der andern von ihm abzählt“ (Lang, S. 309). Also liegt der wahre Mittelwert innerhalb der Fehlergrenzen $M \pm 3 m$, das ist $69,75 \pm 0,397$.

In analoger Weise erhalten wir beim Feldhasen die Werte $\sigma_1^F = 1,2984$, $m^F = 0,15196$ und der wahre Mittelwert schwankt zwischen $75,15 \pm 0,456$.

Der Mittelwert des Alpenhasen schwankt also zwischen $69,75 \pm 0,397$ d. i. von $70,147 - 69,353$, der des Feldhasen von $74,694 - 75,606$.

Wir sehen, daß der Abstand zwischen der oberen Grenze des Alpenhasen (70,147) und der unteren des Feldhasen (74,694) ein solch beträchtlicher ist, daß ihre Differenz absolut gesichert ist.

Man hat in der Wahrscheinlichkeitsrechnung eine Formel abgeleitet, nach welcher man direkt den mittleren Fehler der Differenz m_{Diff} zweier Mittelwerte bestimmen kann. Die Formel lautet:

$$m_{\text{Diff}} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}.$$

m_1 bedeutet den mittleren Fehler des Mittelwertes der einen,

m_2 den mittleren Fehler des Mittelwertes der andern Population.

Wenden wir die Formel auf unsern Fall an.

Die Differenz der beiden Mittelwerte beträgt $75,15 - 69,75 = 5,40$, also

$$\begin{aligned} m_{5,40} &= \sqrt{0,15196^2 + 0,13249^2} \\ &= \sqrt{0,023092 + 0,017553} = \sqrt{0,040645} \\ &= \pm 0,2016. \end{aligned}$$

Die wahre Differenz der beiden Mittelwerte mit Angabe ihres mittleren Fehlers ist also $5,40 \pm 0,20$.

Die Differenz wäre dann schon eine reelle, wenn sie nur dreimal so groß als ihr mittlerer Fehler wäre; allein hier ist sie sogar mehr als 20 mal, fast 30 mal so groß.

Wenn ich im Vorhergehenden vom Prinzip möglicher Konzentration der Darstellung abgewichen bin, so geschah dies aus der einfachen Überlegung heraus, daß einzig und allein eine klare Einsicht in die Methoden und Grundbegriffe der Untersuchung uns einen adäquaten Maßstab zur Wertung und Verwertung des Ganzen in die Hände zu geben vermag. Wie in der Architektur, bilden sie Grundriß und Gerüst des gesamten Gebäudes.

Spezieller Teil.

Im folgenden werden nun die wichtigsten Knochenrelationen an Hand der beschriebenen Indexmethode an Schädel, Unterkiefer, Scapula, Becken und freien Extremitäten analysiert. Nach der Analyse werde ich versuchen, aus ihren einzelnen Ergebnissen das Gesamtbild zu synthetisieren. Zur Vervollständigung des Bildes werde ich noch zwei Kapitel über Interparietale und Zähne beifügen, um verschiedener irrigen Literaturangaben entgegenzutreten, die immer noch als altes Erbstück kritiklos mitgeschleppt werden.

Schädel.

Scharf umrissene, unsere beiden Arten unterscheidende Schädelmerkmale finden sich in der Literatur sehr spärlich angegeben. Dazu kommt die Schwierigkeit, daß erst in neuerer Zeit der frühere *Lepus timidus* L. nach geographischen Gesichtspunkten in verschiedene Schneehasen aufgespalten wurde. Da sich nun die älteren Autoren oft über die Herkunft ihres Materiales ausschweigen und ihre Diagnosen einfach unter dem (Sammel-) Namen *Lepus timidus* oder *variabilis* anführen, so benutze ich noch in der folgenden Übersicht den alten Sammelnamen *Lepus timidus (variabilis aut.)* L., Schneehase. Ich möchte betonen, daß meine Stellungnahme für oder wider die einzelnen Literaturangaben sich nur auf unsern schweizerischen *Lepus medius varronis* Miller, Alpenschneehasen, und *Lepus europaeus* Pallas, Feldhasen, genannter Gegenden bezieht. Wie sich die andern Schneehasen- ev. auch Feldhasenarten oder -Varietäten diesbezüglich verhalten, dies herauszufinden

ist dann Sache der Forscher, denen das andere Material vorliegt. Das Gesagte gilt nicht nur für den Abschnitt Schädel, sondern ebenso für alle übrigen Kapitel.

Die hauptsächlichsten aus der Literatur sich ergebenden Unterschiede zwischen Feld- und Schneehasen sind folgende:

1. Nasalia. Darin gehen alle Autoren einig, daß die Nasalia des Schneehasen relativ kürzer sind (Liebe [10], S. 233, Hilzheimer [6], S. 405).

2. Gaumenbrücke. Nach Liebe (10), S. 232 soll der Quotient aus der Breite der schmalsten Stelle in die Länge der Backenzahn-Alveolenreihe beim Schneehasen beträchtlich größer sein. Gegen einen solchen Unterschied in der Gaumenbrücke ist Hilzheimer (6, S. 406). Auch die Zahlen in Giebel (4, S. 314) sprechen dagegen. Auch ich muß mich, wie aus Index 5, S. 60 hervorgeht, gegen das Bestehen eines solchen Unterschiedes wenden.

3. Naso-Frontalsutur. Middendorf (15) unterscheidet S. 229 auch in einer Skizze die beiden Arten nach dem Verlauf der Nahtlinie zwischen Nasalia und Frontalia:

Feldhase: „die beiden Stirnbeine schieben sich in der Medianlinie mit einer abgestutzten Schneppe zwischen die beiden Nasenbeine nach vorn.“	Schneehase: „die beiden Stirnbeine schieben sich in der Medianlinie mit einer spitz zulaufenden Schneppe (in einem \angle von etwa 45°) zwischen die Nasenbeine nach vorn vor.“
--	---

Also  förmig.

Also  förmig.

Er hält dieses Merkmal für eines der besten, verwirft aber das Vorgehen eines russischen Autors (Kessler), welcher auf Grund Eines(!) Schädels, dessen Nasofrontalnähte eine Zwischenform darstellten, auf eine neue Art oder einen Bastard schloß (Middendorf 15, S. 229, Anmerkung). Middendorf fand nämlich selbst Ausnahmen. Hilzheimer (6, S. 407) hebt diesen Unterschied ebenfalls als sehr konstant hervor, während er Giebel (4) sonderbarerweise entgangen ist. Denn er beansprucht S. 311 ebendenselben Unterschied für Hase und Kaninchen. Auf Grund meiner Befunde kann ich mit Nathusius (17, S. 54) dem Verlauf der Nasofrontalsutur keine unterscheidende Bedeutung beilegen, da ich alle Übergänge und Ausnahmen vorfinde.

4. Occipito-Parietalsutur. Middendorf (15, S. 229) schreibt: „Feldhase: Die Scheitelbeine springen an der Scheitelhinterhauptnaht, in der Medianlinie, mit einer Schneppe nach hinten hinein.“ Schneehase: „Das Hinterhauptbein springt an der Scheitelhinterhauptnaht in der Medianlinie mit einer Schneppe nach vorn vor.“ Dazu Fig. S. 229.

Diese Unterscheidung ist mir rätselhaft, denn nicht einen einzigen unter 108 Feldhasen konnte ich entdecken, der eine solche medial gegen die Platte des Occipitale vorspringende Suture besessen hätte; bei Feld- wie Alpenhase verlief sie gleichsinnig. Es müßte denn gerade hierin zwischen unsern Feldhasen und den russischen ein trennendes Merkmal vorliegen.

5. Jochbogen. Ebenso wenig wie Hilzheimer (6, S. 406) kann ich eine Differenzierung in der Ausbildung der Jochbogen erkennen, wie sie Lönnerberg zu finden glaubt (11, S. 280): The zygomatic arches of *L. timidus* are more strongly developed and broader than in *L. europaeus*."

Soweit die Literatur. Gehen wir über zu den
eigenen Untersuchungen,

um an Hand der einzelnen Indices die Schädelproportionen der Reihe nach zu analysieren. Eine Übersicht über die Indices und Maße bringen die folgenden Seiten.

Übersicht über die Schädel-Indices.

Index 1 =	$\frac{\text{Nasallänge [2]} \times 100^1}{\text{Basillänge [1]}}$
Index 2 =	$\frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Basillänge [1]}}$
Index 3 =	$\frac{\text{Länge des Parietale [4]} \times 100}{\text{Länge des Frontale [5]}}$
Index 4 =	$\frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Länge des Frontale [5]}}$
Index 5 =	$\frac{\text{Gaumenlänge [6]} \times 100}{\text{Zahnreihenlänge im Oberkiefer [8]}}$
Index 6 =	$\frac{\text{Gaumenlänge [6]} \times 100}{\text{Gaumenbreite [7]}}$
Index 7 =	$\frac{\text{Gaumenbreite [7]} \times 100}{\text{Basillänge [1]}}$
Index 8 =	$\frac{\text{Gaumenlänge [6]} \times 100}{\text{Basillänge [1]}}$
Index 9 =	$\frac{\text{Vordere Jochbogenbreite [9]} \times 100}{\text{Hintere Jochbogenbreite [10]}}$
Index 10 =	$\frac{\text{Nasaliabreite [11]} \times 100}{\text{Nasallänge [2]}}$
Index 11 =	$\frac{\text{Hintere Jochbogenbreite [10]} \times 100}{\text{Basillänge [1]}}$
Index 12 =	$\frac{\text{Nasallänge [2]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$
Index 13 =	$\frac{\text{Nasaliabreite [11]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$
Index 14 =	$\frac{\text{Nasaliabreite [11]} \times 100}{\text{Schädelbreite [3]}}$
Index 15 =	$\frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$
Index 16 =	$\frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Länge des Hinterkopfes [13]}}$
Index 17 =	$\frac{\text{Länge des Hinterkopfes [13]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$
Index 18 =	$\frac{\text{Schnauzenlänge [15]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$
Index 19 =	$\frac{\text{Höhe des Hinterkopfes [14]} \times 100}{\text{Länge des Hinterkopfes [13]}}$

¹⁾ Die Zahlen in Klammern bedeuten die Nummern der Maße.

Maßübersicht (Fig. 1 und 2).

Nr. 1. Basilarlänge. Von dem an der Mediane gelegenen Punkt des Vorderrandes des Foramen magnum zum vordersten medialen Punkt des Praemaxillare. (Nach Martin [14], Basion-Prosthion.)

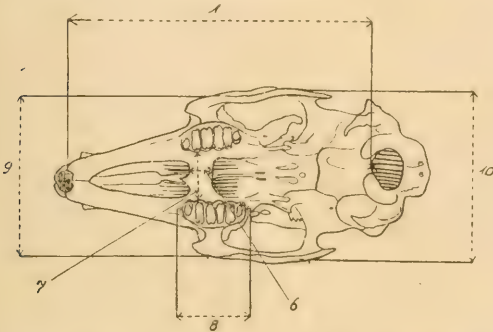


Fig. 1. Hasenschädel von unten. Zahlenerklärung siehe Maßübersicht.

Nr. 2. Länge der Nasalia. Vom vordersten Punkt der Nasalia zum Schnittpunkt der Sagittalebene mit der Tangente an die hintersten Punkte der Fronto-Nasalsutur (Punkt N).

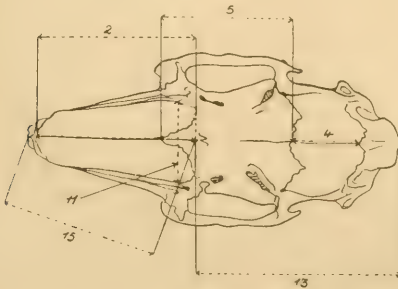


Fig. 2. Hasenschädel von oben. Zahlenerklärung siehe Maßübersicht.

Nr. 3. Schädelbreite. Die Spitzen des Zirkels werden in der Fossa temporalis oberhalb des Processus zygomaticus eingesetzt.

Nr. 4. Parietallänge. In der Mediane vom hintersten Punkt des Parietale zum vordersten. (Näheres siehe Text.)

- Nr. 5. Frontallänge. In der Mediane vom hintersten zum vordersten Punkt des Frontale.
- Nr. 6. Gaumenlänge. Kleinste Länge der Gaumenbrücke in antero-posteriorer Richtung.
- Nr. 7. Gaumenbreite. Entfernung des linken und rechten lingualen Innenrandes der 2. Backenzahnalveole.
- Nr. 8. Oberkiefer-Zahnreihenlänge. Vom vordersten Punkt der ersten zum hintersten Punkt der letzten Backenzahnalveole.
- Nr. 9. Vordere Jochbogenbreite. Kleinste seitliche Ausladung der vorderen Partie des Jochbogens. (Näheres im Text.)
- Nr. 10. Hintere Jochbogenbreite. Hintere Ausladung über dem Processus zygomaticus ossis squamosi.
- Nr. 11. Nasaliabreite. Distanz zwischen den die Nasalia seitlich begrenzenden Fortsätzen des Praemaxillare und des Frontale, an der breitesten Stelle.
- Nr. 12. Scheitellänge. Projektive Distanz zwischen den Incisiven und dem hintersten Punkt der Protuberantia occipitalis externa in der Mediane. (Näheres siehe Text.)
- Nr. 13. Hinterkopflänge. Vom hintersten Punkt der Protuberantia occipitalis externa zu Punkt N.
- Nr. 14. Hinterkopfhöhe. Die in der Medianeebene gemessene Distanz zwischen der Frontoparietalnaht (Bregma) und der Sutura sphenobasilaris.
- Nr. 15. Schnauzenlänge. Distanz zwischen den Incisiven und Punkt N.

$$\text{Index 1} = \frac{\text{Länge der Nasalia [2]} \times 100}{\text{Basilarlänge [1]}}$$

Fig. 3 zeigt uns das Verhalten beider Arten zueinander. Wir sehen, das Variationsgebiet des Feldhasen liegt mehr nach rechts, im Gebiet der höheren Indices.

Variationsbreite des Alpenhasen 45—54,

Variationsbreite des Feldhasen 48—58.

Gemildert wird dieses weite Ineinandergreifen der Variationsbreiten jedoch dadurch, daß die Mittelwerte gut getrennt sind.

Mittelwert des Alpenhasen $M^A = 49,28$,

Mittelwert des Feldhasen $M^F = 53,69$.

Ins Morphologische übersetzt will das besagen: Bei gleicher Basilarlänge besitzt der Feldhase längere Nasalia. Eine Tatsache, die beim vergleichenden Betrachten der Schädel übrigens sofort auffällt, hier aber nach fleißigem Studium mit Zirkel und Maß ihren präzisen Ausdruck findet. Ein völlig trennendes Merkmal ist es hingegen nicht, da noch 25% Transgressionen auftreten. Betrachten wir auch die juvenilen Formen, die aus der Kurve ausgeschaltet sind, so finden wir niedrigere Indices, was uns weiter nicht in Erstaunen setzt.

Mittelwert der juvenilen Alpenhasen $m_j^A = 45,38$,

Mittelwert der juvenilen Feldhasen $m_j^F = 47,53$.

(Im Unterschied zum Mittelwert M der erwachsenen Form sei der Mittelwert der juvenilen mit m_j bezeichnet.)

Bilden wir aber die Differenz zwischen dem Mittel der erwachsenen und der juvenilen Tiere, so treffen wir auf einen höchst instruktiven Unterschied.

$$M^A = 49,28$$

$$m_j^A = 45,38$$

$$\text{Differenz} = 3,90$$

$$M^F = 53,79$$

$$m_j^F = 47,53$$

$$\text{Differenz} = 6,26$$

Dies fordert eine nähere Betrachtung. Wir überlegen:

1. Der Index der juvenilen Formen wird größer im Verlauf der individuellen Entwicklung, aber 2. nicht übereinstimmend bei beiden Arten; der Index des Alpenhasen steigt langsamer. 3. Der Index wird zufolge seiner mathematischen Form umso langsamer wachsen, je stärker der Nenner dem Zähler gegenüber sich vergrößert. Der Schluß aus diesen Prämissen lautet: Da der Alpenhase eine geringere Vergrößerung des Index zeigt, muß der Grund dafür in einem stärkeren

Wachstum seines Nenners gegenüber dem Zähler wie beim Feldhasen liegen. Das Verhältnis Nasalialänge zu Basilarlänge bleibt sich also im Laufe der individuellen Entwicklung nicht gleich bei den beiden Arten, indem eben beim Alpenhasen die Basilarlänge stärker wächst wie beim Feldhasen.

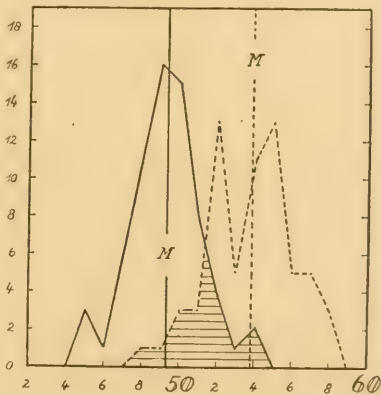


Fig. 3¹⁾. Index 1.
Länge der Nasalia: Basilarlänge.

¹⁾ In allen folgenden Kurvenfiguren bedeutet:

— = Alpenhase,

- - - = Feldhase,

M = Mittelwert,

Schraffur = Transgressionen.

Vergleichen wir nun damit die am konkreten Objekt gefundenen Maße, indem wir die Längendifferenzen zwischen juvenilen und erwachsenen Formen bilden; der Altersunterschied in der Basilarlänge muß beim Alpenhasen also größer sein wie beim Feldhasen. Als Beispiele figurieren je zwei Vertreter von Mittelwerten.

		Basilarlänge	Nasiallänge	Index
Feldhase.	Nr. 79, ♂, erw.	76,5	41,0	53,6
	Nr. 27, ♂, juv.	65,7	31,0	47,2
	Differenz =	10,8	10,0	
Alpenhase.	Nr. 78, ♀, erw.	76,0	37,5	49,3
	Nr. 62, ♀, juv.	59,0	26,5	45,0
	Differenz =	17,0	11,0	

Die Zahlen zeigen, daß tatsächlich beim Alpenhasen der Altersunterschied in der Basilarlänge größer ist als beim Feldhasen.

Besteht somit bei größer werdenden Indices zwischen beiden Arten eine Differenz in der Zunahme, so unterscheiden sich die Arten durch das Wachstumsverhältnis der Nenner- zur Zählerdimension und zwar in der Weise, daß die Art mit kleinerer Altersdifferenz der Indices ein stärkeres Wachstum der Nennerdimension besitzt.

In der Jugend zeigen demnach die beiden Arten ein viel ähnlicheres Verhältnis von Nasenlänge zu Basilarlänge, die spätere Divergenz beruht also vor allem auf dem stärkern Wachstum der Basilarlänge des Alpenhasen und nicht, wie man bei rein vergleichend morphologischer Betrachtung ohne weiteres annehmen würde, auf einem aktiv kräftigeren Wachstum der Feldhasennasalia. Diese Täuschung ist leicht erklärlich, da durch das stärkere Wachstum der Basilarlänge des Alpenhasen seine Nasalia ihr gegenüber zurück bleiben und durch dieses Überholtwerden dann umgekehrt die Nasalia des Feldhasen stärker zu „wachsen“ scheinen. Was man tatsächlich sehen kann, ist eben weniger die Zunahme einer Ausdehnung, als vielmehr eine Verschiebung im Verhältnis zweier Maße. Wieweit eventuell auch noch ein aktives stärkeres Wachstum der Nasalia des Feldhasen dabei betätigt ist, vermag ich aus Mangel an gleichaltem juvenilen Material und auf Grund dieses Index vorläufig nicht zu sagen.

Index 2 $\frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Basilarlänge [1]}}$

Was die Schädelbreite anbetrifft, so ist es allerdings nicht die maximale, indem sie in der Gegend des Sulcus temporalis gemessen ist. Der Sulcus temporalis befindet sich zwischen dem Processus zygomaticus squamosi und dem dem Ligamentum supraorbitale zum Ansatz dienenden Höcker. Die maximale Schädelbreite läßt sich nicht genau fixieren, wogegen hier ein gut definierbares Maß vorliegt, unabhängig von Alter, Verknöcherungsgrad und Muskelzug. Die Stelle größter Schädelbreite variiert zudem mit dem Alter und sehr oft liegt sie unter dem Ansatz des Processus zygomaticus squamosi.

Die ziemlich regelmäßigen Kurven zeigen gut getrennte einheitliche Gipfel, während die Basis zum größten Teil ineinander greift.

Variationsbreite des FH = 34—42 $M^F = 37,11$

Variationsbreite des AH = 35—44 $M^A = 39,30$

Transgressionen 54%.

Wir können sagen, daß der Alpenhase gegenüber dem Feldhasen Tendenz zu größerer Schädelbreite zeigt, bezogen auf die Basilarlänge. Höchst lehrreich ist hier wiederum der Vergleich mit den juvenilen Formen.

$$m_j^F = 42,09$$

$$m_j^A = 44,33$$

$$M^F = 37,11$$

$$M^A = 39,30$$

$$\text{Differenz} = 4,98$$

$$\text{Differenz} = 5,03$$

zu gunsten höherer Indices der
juvenilen Formen.

zu gunsten höherer Indices der
juvenilen Formen.

Auffallen müssen hier die höheren Indices der juvenilen Individuen.

Suchen wir hier in analoger Weise wie bei Index 1 den Grund.

Ausgangsformel für einen Index ist nach S. 38 der Bruch $\frac{k \cdot 100}{G}$ Index.

Der Index wird nun in unserem Falle während der individuellen Entwicklung kleiner. Da es sich aber um wachsend-zunehmende Größen handelt bei k und G, kann dies nur eintreten, wenn G in viel stärkerem Maße als k zunimmt. Wir können somit auf Grund rein theoretischer Kalkulation den Schluß ziehen:

Bei höheren Indices juveniler Formen muß die den Nenner der Indexproportion vertretende Größe dem Zähler gegenüber ungleich stärker wachsen.

Auf den vorliegenden Fall angewendet, muß also bei beiden Arten die Basilarlänge gegenüber der Schädelbreite ungleich mehr zunehmen. Zum Beweis müssen wir wieder je zwei Vertreter von Mittelwerten heranziehen und zwischen juvenilem und erwachsenem Individuum die entsprechenden Differenzen bilden, wobei in der Basilarlänge beider Arten eine ungleich größere Altersdifferenz resultieren muß wie in der Schädelbreite.

				Basilarlänge	Schädelbreite	Index
Feldhase.	Nr. 71, ♀, erw.		76,5	28,5	37,2
	Nr. 7, ♀, juv.		66,0	27,6	41,82
	Differenz =			10,5	0,9	
Alpenhase.	Nr. 28, ♂, erw.		71,5	28,2	39,4
	Nr. 77, ♂, juv.		61,5	27,5	44,7
	Differenz =			10,0	0,7	

Die am Objekt gewonnenen Resultate stimmen völlig mit unserem theoretisch abgeleiteten Postulat überein, die Altersdifferenz in der Basilarlänge ist bedeutend größer als in der Schädelbreite. Die kürzern und breiteren Schädel jugendlicher Tiere müssen später unproportional rascher in die Länge wachsen, um das definitive Längenbreitenverhältnis erwachsener Formen zu erreichen. Wollen wir jedoch, unter Hinblick auf die Ergebnisse von Index 1, ein fruchtbringendes Fazit aus unsern Analysen ziehen, so darf dies lauten:

In der Vergleichung der Mittelwerte juveniler und erwachsener Formen haben wir ein einfaches Mittel zur Erforschung von Wachstumsveränderungen.

Dabei sind drei Fälle als Kriterium im Verhalten des Mittelwertes während des Wachstums des Tieres zu beachten.

1. Der Mittelwert wird größer — beide Dimensionen wachsen circa um den gleichen Betrag; oder der Nenner kann stärker wachsen, aber nicht in dem Maß, daß es einer Erweiterung des Bruches gleichkommt.
2. Der Mittelwert bleibt sich gleich — die beiden Dimensionen wachsen circa im gleichen Verhältnis zueinander, d. h. im Sinne einer Erweiterung des Bruches.

3. Der Mittelwert wird kleiner — Der Nenner wächst ungleich stärker als der Zähler.

Zu den oben zitierten Beispielen möchte ich noch hinzufügen, daß die Basilarlängendifferenz der Alpenhasen Nr. 28 und 77 nicht ganz völlig das zutreffende Bild wiedergibt, da die ganz jungen Alpenhasen in Übereinstimmung mit Index 1 noch viel kleinere Basilarlängen zeigen. Letztere sind eben hier in der Minderheit und haben so zu wenig Einfluß auf den juvenilen Mittelwert.

$$\text{Index 3} \quad \frac{\text{Parietallänge [4]} \times 100}{\text{Frontallänge [5]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 46-69 \quad M^F = 85,98$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 46-61 \quad M^A = 52,47$$

$$\text{Transgressionen } 66\%.$$

Die große Variationsbreite und der Verlauf der Kurve zeigen gleich die große individuelle Variabilität dieses Index. Die Verschiebung des Feldhasenmittelwertes nach rechts hin läßt erkennen, daß der Feldhase bei gleicher Frontallänge doch zu längerem Parietale neigt. Aber systematischen Unterschiedswert besitzt dieser Index nicht. Schon deshalb ist kein größeres Gewicht auf ihn zu legen, weil die Ausgangspunkte der Maße sehr variable Nähte sind. Die lateral verlaufenden Fronto-Parietalsuturen stoßen gar nicht immer im gleichen Punkt auf die Mediane. Bei solch asymmetrischem Verhalten habe ich konsequent den Schnittpunkt mit der Mediane gewählt und auf dem Schädel bezeichnet, der durch die Verlängerung der Hauptrichtung der Fronto-Parietalsuturen erhalten wird. Stießen die beiden Nähte im gleichen Punkte zusammen, lag jedoch dieser Punkt höher oder auch tiefer als der seitliche Nahtverlauf, so habe ich ihn trotzdem verwendet, da ich die mediale Frontal- resp. Parietallänge messen wollte und nicht die größte Länge überhaupt.

Die Variabilität der Indices ist zu groß, um den Mittelwert der wenigen juvenilen Formen zu Schlüssen benutzen zu dürfen.

$$\text{Index 4} \quad \frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Frontallänge [5]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 66-86 \text{ (mit zwei Sonderlingen 90 und 91, Nr. 94 ♂ und 67 ♂)}$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 67-85$$

$$M^F = 76,47$$

$$M^A = 76,00$$

$$\text{Transgressionen } 75\%.$$

Die Kurven fallen ineinander; kein Unterschied zwischen beiden Arten. Die wenigen juvenilen Formen dürfen zufolge der großen Variationsbreite nicht zu einer gültigen Mittelwertberechnung verwendet werden, besonders nicht, weil sie keinen einheitlichen Charakter aufweisen.

$$\text{Index 5 } \frac{\text{Gaumenlänge [6]} \times 100}{\text{Zahnreihenlänge im Oberkiefer [8]}}$$

Auch dieser Index weist keinen Unterschied auf, wie aus den folgenden Daten hervorgeht.

$$\text{Variationsbreite des FH} = 28-46 \quad M^F = 37,01$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 30-47 \quad M^A = 37,04$$

Transgressionen 77%.

Liebes Angaben (10, S. 233) über eine beträchtlich breitere Gaumenbrücke beim Schneehasen mögen vielleicht für die Schneehasen seiner Gebiete Geltung haben, obschon sie von Hilzheimer (6, S. 406) bestritten werden. Liebe und ich haben an der gleichen Stelle gemessen, nur nennt Liebe die Ausdehnung in sagittaler Richtung „Breite“ und ich Länge.

Die Gaumenlänge wächst verglichen mit der Dentallänge prozentual mehr, wie sich aus den höheren Indices der juvenilen Exemplare ergibt. $m^F = 40,95$; $m^A = 44,25$. Mehr über die Wachstumserscheinungen zu schließen wage ich bei den vorkommenden Schwankungen der juvenilen Indices nicht.

$$\text{Index 6 } \frac{\text{Gaumenlänge [6]} \times 100}{\text{Gaumenbreite [7]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 36-63 \quad M^F = 48,47$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 39-63 \quad M^A = 50,16$$

Transgressionen 64%.

Ebensowenig ist im Längenbreitenverhältnis der Gaumenbrücke eine artunterscheidende Differenz gegeben, nur eine schwache Tendenz zu größerer Gaumenlänge ist beim Alpenhasen vorhanden. Wie vorhin gegenüber der Zahnreihenlänge die Gaumenlänge ein stärkeres Wachstum zeigte, so treffen wir auch gegenüber der Gaumenbreite ein entsprechendes Verhalten.

$$\text{Index 7 } \frac{\text{Gaumenbreite [7]} \times 100}{\text{Basilarlänge [1]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 15-20 \quad M^F = 17,10$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 16-19 \quad M^A = 17,35$$

Transgressionen 71%.

Dies negative Resultat, d. h. Fehlen von durchgreifender Art-differenz, war zu erwarten.

Die Mittelwerte der juvenilen Formen, $m^A = 19,55$ und $m^F = 17,81$, bezeugen ein kräftigeres Wachstum der Basilarlänge, wie wir es schon von früher her kennen, insbesondere der Basilarlänge des Alpenhasen.

$$\text{Index 8 } \frac{\text{Gaumenlänge [6]} \times 100}{\text{Basilarlänge [1]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 6-10 \quad M^F = 8,24$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 7-11 \quad M^A = 9,00$$

$$\text{Transgressionen } 75\%.$$

Das negative Resultat auch dieser Proportion läßt keinen Zweifel mehr übrig, daß weder in der Länge noch in der Breite der Gaumenbrücke eine greifbare Differenz zwischen Feld- und Alpenhase existiert.

$$m_j^F = 9,40$$

$$m_j^A = 10,55$$

$$M^F = 8,24$$

$$M^A = 9,00$$

$$\text{Differenz} = 1,16$$

$$\text{Differenz} = 1,55$$

Das aus Index 5 und 6 berechnete kräftigere Wachstum der Gaumenlänge wird also durch dasjenige der Basilarlänge übertroffen und zwar scheinen beide Größen bei beiden Arten im selben Verhältnis zuzunehmen zufolge ihrer gleichgroßen Differenz.

$$\text{Index 9 } \frac{\text{Vordere Jochbogenbreite [9]} \times 100}{\text{Hintere Jochbogenbreite [10]}}$$

Zur Meßtechnik ist noch hinzuzufügen, daß die vordere Jochbogenbreite ermittelt wurde, indem ich von vorn her die Spitzen des Gleitzirkels in die schwache Einsenkung des vorderen Jochbogeneckens (oberhalb Spina masseterica, Krause [8] Fig. 44, S. 94) eingleiteten ließ. Damit ist ein wenig variabler Meßpunkt gegeben.

$$\text{Variationsbreite des FH} = 86-96$$

Variationsbreite des AH = 81-90 mit einem Sonderling 92, der sich sonst in allem normal verhält (AH Nr. 32).

$$M^F = 91,38$$

$$M^A = 86,02$$

$$\text{Transgressionen } 20\%.$$

Fig. 4 demonstriert sehr schön den augenfälligen Unterschied im Verhalten des Jochbogenverlaufes, nämlich die schmälere vordere Jochbogenbreite des Alpenhasen bei gleicher hinterer Jochbogenbreite. Noch besser als die größere Länge der Feldhasennasalia läßt sich die geringere vordere Jochbogenbreite des Alpenhasen am Schädel selbst beobachten. Besonders wenn man mehrere Schädel, die mit ihren Längsachsen parallel

gestellt sind vergleicht, die Schnauze auf sich zu gerichtet, sieht man wie die Jochbogen des Feldhasen $\pm \parallel$ bleiben, während sie beim Alpenhasen nach vorn konvergieren.

Wenn auch dieses Merkmal nicht völlig trennt, so kann man es doch sehr gut zur Bestimmung der Art gebrauchen, unter Beiziehung anderer Indices, wie z. B. Index 1.

Ich glaubte ein verschiedenartiges Verhalten der juvenilen Formen anzutreffen, doch zeigen sie bei beiden Arten einen proportional niedrigeren Indexwert.

$$\begin{array}{r} M^F = 91,38 \\ m_j^F = 89,00 \\ \hline \text{Differenz } ^F = 2,38 \end{array}$$

$$\begin{array}{r} M^A = 86,02 \\ m_j^A = 83,88 \\ \hline \text{Differenz } ^A = 2,14 \end{array}$$

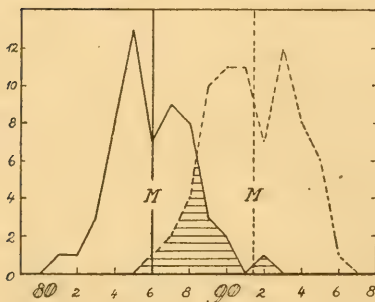


Fig. 4. Index 9.

Vordere : hintere Jochbogenbreite.

Da der Index 1) größer wird und 2) bei beiden Arten circa gleichviel, so müssen Zähler- und Nennerdimension um circa den gleichen Betrag zunehmen nicht nur innerhalb der gleichen Art, sondern auch innerhalb der beiden Arten. Das heißt, die Nenner des Feldhasenindex müssen sowohl entsprechend zunehmen wie die Nenner des Alpenhasenindex als auch um ebensoviel wie der Zähler des gleichen Index. Folgende Beispiele werden dies auch zeigen.

		Hintere Joch- bogenbreite	Vordere Joch- bogenbreite	Index
Feldhase.	Nr. 92, ♂, erw.	46,5	42,5	91,4
	Nr. 7, ♀, juv.	41,1	36,7	89,3
	Differenz =	5,4	5,8	
Alpenhase.	Nr. 46, ♀, erw.	45,8	39,3	85,8
	Nr. 62, ♀, juv.	40,5	34,0	83,9
	Differenz =	5,3	5,3	

Wie man sieht, sind die vier Differenzen unter sich fast gleich.

$$\text{Index 10} \quad \frac{\text{Nasaliabreite [11]} \times 100}{\text{Nasaliälänge [2]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 45-58 \quad M^F = 50,92$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 43-60 \quad M^A = 52,65$$

(mit 63 als einer Ausnahme, Nr. 95 ♀)

Transgressionen 69%.

Die Kurven greifen völlig durcheinander; doch läßt sich ein Verschieben der Feldhasengipfel ins Gebiet niedrigerer Indices konstatieren, was sich in den Mittelwerten widerspiegelt. Man kann sagen, der Feldhase neige, die Maße bezogen auf gleiche Nasaliälänge, zu geringerer Breite der Nasalia oder umgekehrt, die Maße bezogen auf gleiche Breite der Nasalia, neige er zu größerer Länge derselben. Doch ist im großen und ganzen das Längenbreitenverhältnis bei beiden Arten das gleiche. Lehrreich ist wieder ein Vergleich mit den juvenilen Formen, die höhere Indices aufweisen.

$$m_j^F = 58,30$$

$$m_j^A = 58,23$$

$$M^F = 50,92$$

$$M^A = 52,65$$

$$\text{Differenz} = 7,38$$

$$\text{Differenz} = 5,58$$

In der Jugend sind also die Nasalia breiter. Das spätere Verhältnis wird durch ungleich stärkeres Längenwachstum der breiteren und kürzeren Nasalia erreicht, das beim Feldhasen, wie aus seiner größern Altersdifferenz hervorgeht, noch intensiver ist. Konnten wir seinerzeit nicht entscheiden, ob die Nasalia des Feldhasen auch durch aktives Wachstum an der höhern Prozentzahl, die sich dem Alpenhasen gegenüber zeigt, beteiligt seien, so spricht die im vorliegenden Index sich aussprechende juvenile Artdifferenz nun doch dafür. Als Beleg und Ergänzung unserer Darlegung seien noch je zwei Mittelwertsvertreter mit ihren absoluten Maßen angeführt.

		Nasaliälänge	Nasaliabreite	Index
Feldhase.	Nr. 98, ♂, erw.	42,5	22,2	52,2
	Nr. 27, ♂, juv.	31,0	18,5	59,7
	Differenz =	11,5	3,7	
Alpenhase.	Nr. 55, ♀, erw.	38,0	20,0	52,6
	Nr. 56, ♀ juv.	29,3	16,8	57,3
	Differenz =	8,7	3,2	

$$\text{Index 11} = \frac{\text{Hintere Jochbogenbreite [10]} \times 100}{\text{Basilarlänge [1]}}$$

Variationsbreite des FH = 53—63 $M^F = 58,03$

Variationsbreite des AH = 57—68 $M^A = 62,15$

Transgressionen 33%. (Fig. 5.)

Bei gleicher Basilarlänge sind in circa $\frac{2}{3}$ der Fälle die beiden Jochbogenenden des Alpenhasen weiter von der Schädelmediane entfernt als beim Feldhasen. Die hinteren Jochbogen sind also beim Alpenhasen

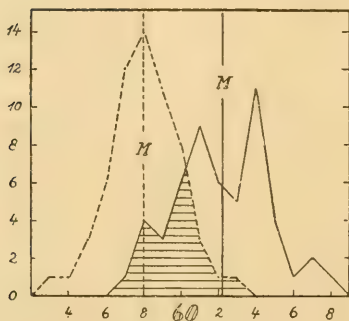


Fig. 5. Index 11.

Hintere Jochbogenbreite : Basilarlänge.

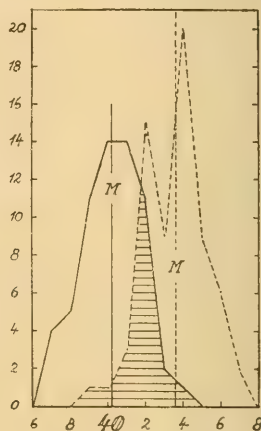


Fig. 6. Index 12.

Nasallänge : Scheitellänge.

breiter nicht nur verglichen mit der vorderen Jochbogenbreite (Index 9), sondern auch mit der Basilarlänge. Index 9 und 11 und 2 bilden eine genauere Bestätigung der überall in der Literatur verbreiteten Notiz über einen kürzeren, runderen Kopf und breitere Backen des Alpenhasen. Analysieren wir auch hier wieder die Wachstumskorrelationen, so finden wir wiederum eine Bestätigung früherer Befunde.

$$m_j^F = 63,40$$

$$m_j^A = 69,58$$

$$M^F = 58,03$$

$$M^A = 62,15$$

$$\text{Differenz} = 5,37$$

$$\text{Differenz} = 7,43$$

zu gunsten höherer Indices juveniler Formen.

Die jungen Tiere beider Arten besitzen demnach im Verhältnis zur hinteren Jochbogenbreite eine viel kleinere Basilarlänge. Letztere muß also während der Entwicklung ungleich stärker wachsen und zwar in Übereinstimmung zu Früherem beim Alpenhasen noch mehr als beim Feldhasen, da seine Altersdifferenz größer ist. Unsere Schlüsse aus Indexdifferenzen auf Wachstumsdifferenzen sind auch in diesem Falle wieder durch die absoluten Maße der Tabelle gerechtfertigt.

$$\text{Index 12} \quad \frac{\text{Nasallänge [2]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$$

Die Scheitellänge ist hier die projektivische Distanz zwischen den Inzisiven und dem hintersten Punkt der Protuberantia occipitalis externa in der Medianebene. Das Maß wurde genommen, indem der Schädel ohne Mandibel normal auf die Unterlage gelegt wurde und die Schenkel des senkrecht gestellten Gleitzirkels die genannten Punkte und ihre Spitzen die Unterlage berührten. Die Ergebnisse waren:

$$\text{Variationsbreite des FH} = 39-47 \quad M^F = 43,55$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 37-44 \quad M^A = 40,15$$

$$\text{Transgressionen } 30\% \text{ (Fig. 6.)}$$

In Übereinstimmung mit Index 1 zeigt der Feldhase durchschnittlich längere Nasalia mit circa gleichviel Transgressionen. Das Verhalten der juvenilen Formen ist ebenfalls analog.

$$M^F = 43,55$$

$$M^A = 40,15$$

$$m_j^F = 36,67$$

$$m_j^A = 35,80$$

$$\text{Differenz} = 6,88$$

$$\text{Differenz} = 4,35$$

$$\text{Index 13} \quad \frac{\text{Nasaliabreite [11]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 19-25 \quad M^F = 22,12$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 18-24 \quad M^A = 21,27$$

$$\text{Transgressionen } 73\%.$$

Wie sich erwarten ließ, gibt dieser Index ein ziemlich negatives Resultat. Die nicht einmal eine Klasseneinheit betragende Mittelwertsverschiebung des Feldhasen nach rechts kann uns nicht zu einer Unterscheidung veranlassen.

Interessanter sind die Wachstumsbeziehungen.

$$M^F = 22,12$$

$$M^A = 21,27$$

$$m_j^F = 22,23$$

$$m_j^A = 21,07$$

$$\text{Differenz} = (-) 0,11$$

$$\text{Differenz} = 0,20$$

Nach unserer theoretischen Voraussage S. 58 müssen nun hier Nasaliabreite zu Scheitellänge in solch gegenseitigem Verhältnis wachsen, daß der Indexbruch des erwachsenen Tieres ungefähr eine Erweiterung des Indexbruches des juvenilen Tieres darstellt. Prüfe ich daraufhin die absoluten Maße von Mittelwertsbeispielen in den Maßtabellen, so finde ich in der Tat unsere theoretische Überlegung in den Maßen realisiert, d. h. Nasaliabreite und Scheitellänge wachsen zueinander im Verhältnis einer Brucherweiterung. Am herausgegriffenen Beispiel zeigte sich nur in der zweiten Dezimalstelle des gemeinsamen Multiplikators eine Ungenauigkeit, die vor allem davon herrührte, daß die beiden verglichenen Indices in ihren Dezimalstellen nicht genau gleich waren. Zudem liegt eine solch geringe Ungenauigkeit längst innerhalb der natürlichen Fehlergrenzen.

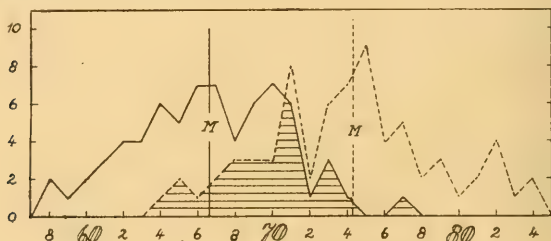


Fig. 7. Index 14. Nasaliabreite : Schädelbreite.

$$\text{Index 14} = \frac{\text{Nasaliabreite [11]} \times 100}{\text{Schädelbreite [3]}}$$

Variationsbreite des FH = 64—84 $M^F = 74,24$

Variationsbreite des AH = 58—74 $M^A = 66,60$

(mit einem Sonderling 77 [Nr. 61 ♀]). Transgressionen 38%. (Fig. 7.)

Die schöne Trennung der Mittelwerte gleicht sich aus durch die große Variationsbreite und die 38% Transgressionen, doch macht beim Feldhasen die Nasenbreite noch ziemlich ausgeprägt einen größeren Prozentsatz der Schädelbreite aus als beim Alpenhasen. Wir können natürlich auch sagen, der Schädel des Alpenhasen sei bei gleicher Nasenbreite breiter, eine Tatsache, die wir in bezug auf gleiche Basilarlänge schon von Index 2 her kennen. Die juvenilen Mittelwerte sind kleiner, $m_j^F = 65,77$, $m_j^A = 61,23$. Dies spricht für ein stärkeres Wachstum der Nasenbreite gegenüber der Schädelbreite.

$$\text{Index 15} \quad \frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$$

Variationsbreite des FH = 27—34 $M^F = 30,28$

Variationsbreite des AH = 29—36 $M^A = 32,02$

Transgressionen 47⁰/. (Fig. 8.)

Wie vorhin Index 2 und 14 zeugt auch Index 15 für eine größere Schädelbreite des Alpenhasen. Die höheren Indices der juvenilen Formen zeigen ein ungleich stärkeres Wachstum der Scheitellänge zur Schädelbreite an.

$$m_j^F = 32,62 \quad m_j^A = 35,09$$

$$M^F = 30,28 \quad M^A = 32,02$$

$$\text{Differenz} = \underline{2,34} \quad \text{Differenz} = \underline{3,07}$$

Schon die jungen Tiere zeigen den Artunterschied, ja der Alpenhase zeigt relativ noch größere Schädelbreite, sie geht aber im Laufe der Entwicklung etwas zurück, wie ich den relativen und absoluten Zahlen entnehmen kann, indem die Scheitellänge des Alpenhasen mehr zunimmt.

$$\text{Index 16} \quad \frac{\text{Schädelbreite [3]} \times 100}{\text{Länge des Hinterkopfes [13]}}$$

Variationsbreite des FH = 43—54

Variationsbreite des AH = 45—54

$$M^F = 48,31$$

$$M^A = 50,23 \quad \text{Transgressionen 64}^0\text{/}.$$

Noch geringerer Wert kommt dem Verhältnis der Schädelbreite zur Länge des Hinterkopfes zu. Immerhin sind die Mittelwerte noch reinlich getrennt. Wie wir schon aus Index 14 und 15 wissen, bleibt die Schädelbreite im Wachstum zurück und zwar in Beziehung zur Hinterkopflänge gleichmäßig bei Feld- und Alpenhase, wie folgender Vergleich zeigt.

$$m_j^F = 50,58$$

$$m_j^A = 52,40$$

$$M^F = 48,31$$

$$M^A = 50,23$$

$$\text{Differenz} = \underline{2,27}$$

$$\text{Differenz} = \underline{2,17}$$

zu Gunsten höherer Indices juveniler Formen.

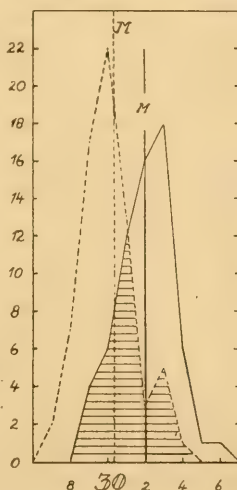


Fig. 8. Index 15.
Schädelbreite : Scheitellänge.

$$\text{Index 17 } \frac{\text{Länge des Hinterkopfes [13]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 59-65 \quad M^F = 62,19$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 60-66 \quad M^A = 63,67$$

$$\text{Transgressionen } 57\%.$$

In circa 43% der Fälle zeigt der Alpenhase bei gleicher Scheitellänge einen längeren Hinterkopf. Übertraf die Länge des Hinterkopfes nach Index 16 die Schädelbreite an Wachstum, so wird sie ihrerseits wieder überflügelt von der Scheitellänge, wie aus den höheren juvenilen Indices folgt — eine volle Bestätigung von Index 15.

$$m_j^F = 63,67, m_j^A = 66,96.$$

Das Wachstum der Hinterkopflänge schiebt sich nach Index 16 einfach vermittelnd dazwischen.

Zudem paßt die kleinere Hinterkopflänge des Feldhasen sehr gut zu seiner längeren Nasenpartie hinsichtlich gleicher Scheitellänge, wie die größere Hinterkopfpattie des Alpenhasen zu seiner entsprechend kleineren Nasenlänge (Index 12).

$$\text{Index 18 } \frac{\text{Schnauzenlänge [15]} \times 100}{\text{Scheitellänge [12]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 53-60 \quad M^F = 57,23$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 51-58 \quad M^A = 55,63$$

$$\text{Transgressionen } 60\%.$$

Die Tendenz des Feldhasen zu größerer Schnauzenlänge bildet nur eine weitere Ergänzung und Bestätigung obiger Darlegung. Die juvenilen Indices zeigen Unregelmäßigkeiten und sind deshalb nicht zum Vergleich herbeizuziehen.

$$\text{Index 19 } \frac{\text{Höhe des Hinterkopfes [14]} \times 100}{\text{Länge des Hinterkopfes [13]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 43-51 \quad M^F = 47,88$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 45-53 \quad M^A = 48,60$$

$$\text{Transgressionen } 79\%.$$

Dieser Index berechtigt uns zufolge seiner nicht einmal eine Klasseneinheit betragenden Mittelwertsdifferenz und seinen 79% Transgressionen nicht zu einer Unterscheidung, vor allem da die Maße nicht genau zu fixieren sind. Die juvenilen Mittelwerte ergeben ein kräftigeres Wachstum der Längendimension: $m_j^F = 49,43$, $m_j^A = 48,98$, beim Feldhasen ein noch stärkeres als beim Alpenhasen.

Zusammenfassung der Resultate über den Schädel.

Eine absolut trennende Schädelproportion, nach welcher allein man einen vorgefundenen Schädel sicher bestimmen könnte, resultiert nicht aus unseren Untersuchungen. Die vorhandenen Unterschiede erweisen sich immer in einer gewissen Anzahl von Ausnahmefällen als nicht durchgehend. Im folgenden seien nun diese, wenn auch nicht völlig, so doch bis zu einem bestimmten Grade unterscheidenden Merkmale ihrem Range nach zusammengestellt.

1. Der Alpenhase besitzt bei gleicher hinterer Jochbogenbreite eine geringere vordere Jochbogenbreite als der Feldhase.

Variationsbreite des FH = 86—96 $M^F = 91,38$

Variationsbreite des AH = 81—90 [92] $M^A = 86,02$

Transgressionen 20%. (Index 9.)

D. h. die Jochbogen konvergieren beim Alpenhasen nach vorn, während sie beim Feldhasen $\pm \parallel$ verlaufen. Beide Dimensionen, vordere und hintere Jochbogenbreite, vergrößern sich während der individuellen Entwicklung gleichstark, bei beiden Arten.

2. Die Nasalia des Feldhasen sind bei gleicher Basilarlänge länger wie die Nasalia des Alpenhasen, oder umgekehrt, bei gleicher Nasalialänge ist die Basilarlänge des Alpenhasen größer. Die Divergenz wird hauptsächlich hervorgerufen durch die während der Entwicklung ungleich mehr sich streckende Basilarlänge des Alpenhasen. Die jugendlichen Individuen ähneln sich deshalb mehr wie die erwachsenen der beiden Arten.

Variationsbreite des FH = 47—58 $M^F = 53,69$

Variationsbreite des AH = 44—54 $M^A = 49,31$

Transgressionen 25%. (Index 1.)

3. Der Feldhase besitzt bei gleicher Scheitellänge längere Nasalia.

Variationsbreite des FH = 39—47 $M^F = 43,55$

Variationsbreite des AH = 37—44 $M^A = 40,15$

Transgressionen 30%. (Index 12.)

4. Der Feldhase besitzt bei gleicher Basilarlänge kleinere hintere Jochbogenbreite.

Variationsbreite des FH = 53—63 $M^F = 58,03$

Variationsbreite des AH = 55—68 $M^A = 62,15$

Transgressionen 33%. (Index 11.)

5. Der Feldhase besitzt bei gleicher Schädelbreite größere Nasaliabreite.

Variationsbreite des FH = 64—84 MF = 74,24

Variationsbreite des AH = 58—74 MA = 66,60

Transgressionen 38%. (Index 14.)

6. Der Feldhase besitzt bei gleicher Scheitellänge geringere Schädelbreite.

Variationsbreite des FH = 27—34 MF = 30,28

Variationsbreite des AH = 29—36 MA = 32,02

Transgressionen 47%. (Index 15.)

Diese sechs Indices miteinander kombiniert, können eine Bestimmung des Schädels ermöglichen. Die übrigen Indices dienen uns zur Vervollständigung des Gesamtschädelbildes. Im gesamten sind es zwei Punkte, unter die wir die an verschiedenen Indices bemerkten Artunterschiede subsumieren können.

1. Unterschied in den Breitendimensionen des Schädels.
2. Unterschied im Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel.

I. Unterschied in der Breitendimension des Schädels.

Aus Indices 2, 15 und 16 resultiert eine im Vergleich zur Basilarlänge, Scheitellänge und Hinterkopflänge größere Breite des Alpenhasenschädels; ebenso aus Indices 9 und 11 seine größere Breite des hintern Jochbogens, d. i. der maximalen Breitendimension bei gleicher vorderer Jochbogenbreite und Basilarlänge.

Die größere Breite des Alpenhasenschädels ist schon in der Jugend, wo sie noch ausgeprägter ist, gegeben. Halten wir fest:

Der Alpenhase besitzt bei gleicher Basilar- und Scheitellänge eine größere Schädelbreite, ebenso bei gleicher Basilarlänge wie vorderer Jochbogenbreite eine größere hintere Jochbogenbreite — in Summa größere Breitendimension der Schädelkapsel.

II. Unterschied im Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel.

Aus Indices 1 und 12 ergibt sich bei gleicher Basilarlänge s. Scheitellänge eine größere Nasalialänge beim Feldhasen, aus Index 18 ebenso eine größere Schnauzenlänge, zu der sich als Ergänzung zur gleichen Scheitellänge eine entsprechend kleinere Hinterkopflänge gesellt. (Index 17.) Ziehen wir noch eine gewisse stärkere Nasenbreite des

Feldhasen bei gleicher Schädelbreite (Index 14) ergänzend hinzu, so können wir sagen:

Der Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel ist beim Feldhasen größer als beim Alpenhasen.

In der Jugend ist das Verhalten der Nasallänge zur Basilarlänge wie Scheitellänge viel ähnlicher, wie aus dem geringeren Unterschied der juvenilen Mittelwerte beider Arten hervorgeht. Wie wir wissen, wird die spätere Divergenz weniger durch ein verschiedenes Verhalten der Nasalia als vielmehr der Basilarlängen bewirkt.

Der beim Feldhasen im Laufe der individuellen Entwicklung größer als beim Alpenhasen werdende Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel, wird hervorgerufen hauptsächlich durch ein schwächeres Wachstum der Basilarlänge des Feldhasen gegenüber der Basilarlänge des Alpenhasen.

Interparietalia.

Im Anschluß an den Schädel möchte ich noch kurz die Frage nach dem Verbleib des Interparietale erörtern, da darüber immer noch Uneinigkeit herrscht. Für ein Verschmelzen des Interparietale mit dem Occipitale sind z. B. Krause (8), S. 12 und auch Zietzschmann (21) hat in einer neuern Publikation diese Angabe übernommen, während Nathusius (17), S. 27 ff., v. Bemmelen (1), S. 9, Lyon (12), S. 341 unstreitig ein Aufgehen des Interparietale im Parietale nachweisen, z. T. mit Zeichnungen (Bemmelen, S. 9, Nathusius, S. 28). Ich muß mich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen, durchaus letztgenannten Autoren anschließen.

Alle Fälle, in denen noch ein Interparietale sichtbar war,

(von ca. 108) Feldhasen bei Nr. 1, 2, 6,

7, 22, 49, 52, 68, 70, 77, 84, 86, 105

und bei Alpenhasen Nr. 48, 69, 97

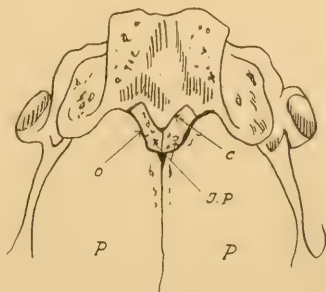


Fig. 9.

Interparietalia von FH Nr. 7, ♀, juv.

beweisen unzweifelhaft ein Aufgehen des Interparietale in die späteren Parietalia, indem sich eine ganze Serie von Übergängen zusammenstellen läßt, von völlig isolierten Interparietalia bis zu deren Verschwinden in den Parietalia. Fig. 9 möge die Verschmelzungsregion veranschaulichen. Der Prozeß verläuft so, wie ihn v. Bemmelen, S. 9 und Lyon, S. 341 beschreibt. Die Naht, welche die zuerst paarigen Interparietalia von den Parietalia trennt, obliteriert immer mehr, während die von der squama occipitalis trennende Sutura erhalten bleibt. Das Schicksal der Sagittalnaht gestaltet sich ver-

schieden, entweder wird sie zur Verlängerung der medianen Parietalnaht bis zum Occipitale, oder sie verschwindet und es kann ein unpaares Interparietale erhalten bleiben, das der medialen Parietalnaht eine Grenze setzt, wenn nicht die ganze Interparietalpartie eine poröse und raue Struktur annimmt, worin die Sagittalnaht undeutlich untergeht.

Meines Erachtens beruhen wahrscheinlich alle diese Angaben über ein Verschmelzen des Interparietale (oder besser der Interparietalia) mit dem Occipitale, die ich nirgends durch Zeichnungen oder auch nur nähere Beschreibung gestützt fand, auf einem falschen Analogieschluß nach den Verhältnissen beim Kaninchen. Am besten scheint mir dies aus Krauses Figurenkombination S. 13 hervorzugehen, wenn er S. 12 dazu schreibt: „Das Kaninchen hat ein Os interparietale, welches beim Hasen frühzeitig mit dem Os occipitis verschmilzt; dieser Unterschied ist außerordentlich charakteristisch und fällt auch am mazerierten Schädel sofort auf (Fig. 3, 4 und 5).“ Allerdings liegt hier, beim Vergleich des Kaninchenschädels mit dem Hasenschädel ohne Interparietale nichts näher, als der Schluß, das Interparietale, das beim Kaninchen typisch in die rechteckige Platte der Squama sup. oss. occipitis hinein vorspringt, sei beim Hasen einfach unter Rückbildung der hinteren Bogennaht in diese Platte aufgegangen — verläuft doch die vordere Naht (o) in gleicher Weise stumpfwinklig gegen die Parietalia zu.

Allein ein Hasenschädel mit Interparietalia belehrt uns sofort eines andern.

Beim Hasenschädel nämlich liegen die Interparietalia nasalwärts dieser nach den Parietalia zu konvex vorspringenden Sutura (c), also im Bereich der späteren Parietalia; beim Kaninchen hingegen caudalwärts. Es verschwindet beim Hasen die vordere Sutura (o), während die hintere (c) bleibt.

Interparietalia des Hasen und Interparietale des Kaninchens liegen somit nicht an homologer Stelle.

Würde auch beim Kaninchen eine Verschmelzung des Interparietale, d. h. ein Verschwinden der hinteren Bogennaht eintreten, so müßte man sagen, das Interparietale des Kaninchens sei mit dem Occipitale verschmolzen. Übrigens ist dieses Verschmelzen resp. Nicht-Verschmelzen gar kein solcher „außerordentlich charakteristischer Unterschied“, wie aus der oben zitierten Anzahl von Interparietalrelikten hervorgeht, besonders da auch Nathusius (17, S. 28) bei verschiedenen zahmen Kaninchenrassen ein Verschmelzen der Interparietalia beobachtete.

Es sei also nochmals ausdrücklich hervorgehoben:

Die Interparietalia unserer Hasen verschmelzen mit den Parietalia und liegen nicht an homologer Stelle mit dem Interparietale des Hauskaninchens.

Unterkiefer.

Index-Übersicht.

$$\begin{aligned} \text{Index } 20 &= - \frac{\text{Asthöhe } [17] \times 100}{\text{Unterkieferlänge } [16]} \\ \text{Index } 21 &= \frac{\text{Zahnreihenlänge } [18] \times 100}{\text{Asthöhe } [17]} \end{aligned}$$

$$\text{Index 22} = \frac{\text{Zahnreihenlänge [18]} \times 100}{\text{Unterkieferlänge [16]}}$$

$$\text{Index 23} = \frac{\text{Höhe des Corpus mandibulare [19]} \times 100}{\text{Unterkieferlänge [16]}}$$

Merkmal 24 = Astwinkel des Unterkiefers.

Maß-Übersicht. (Fig. 10.)

Nr. 16. Länge des Unterkiefers. Vom hintersten Punkt des Processus pterygoideus (nach Krause) die Tangente an den obersten Punkt der Schneidezahnalveole.

Nr. 17. Asthöhe. Vom höchsten Punkt des Processus condyloideus zur Spina maxillaris inferior.

Nr. 18. Zahnreihenlänge des Unterkiefers. Vom vordersten Punkt der ersten zum hintersten Punkt der letzten Backenzahnalveole.

Nr. 19. Höhe des Corpus mandibulare. Höhe des Corpus zwischen dem zweiten und dritten Backenzahn auf der lingualen Seite gemessen.

⌘ a. Astwinkel. Wird erhalten, indem die Endpunkte der Maße 16 und 17 durch Linien verbunden werden. (Näheres siehe Text.)

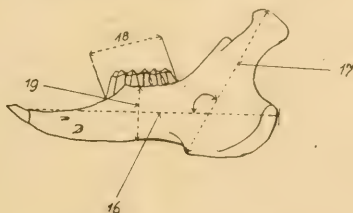


Fig. 10. Maße des Unterkiefers.

$$\text{Index 20} = \frac{\text{Asthöhe [17]} \times 100}{\text{Unterkieferlänge [16]}}$$

Nachdem wir am Schädel beim Feldhasen eine größere Anteilnahme der Gesichtspartie am Gesamtschädel ermittelten, können wir erwarten, daß sich dieses Verhalten, zufolge der engeren Zusammengehörigkeit, \pm auch in einer verschiedenen Länge des Unterkiefers widerspiegeln. Und in der Tat ersehen wir aus Fig. 11 eine größere Asthöhe beim Alpenhasen bei gleicher Unterkieferlänge, was umgekehrt erkennen läßt:

Der Feldhase besitzt bei gleicher Asthöhe einen längeren Unterkiefer wie der Alpenhase.

Denn daß die Differenz tatsächlich in der Unterkieferlänge besteht und nicht in der Asthöhe, kann ich meinen absoluten Zahlen entnehmen.

die für durchschnittlich gleiche Asthöhe bei beiden Arten, aber größere Feldhasenunterkieferlänge sprechen.

$$\text{Variationsbreite des FH} = 58-66 \quad M^F = 61,93$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 60-69 \quad M^A = 65,13$$

Die schöne Trennung der Mittelwerte, trotz großen Übereinandergreifens der Variationsbreiten, findet ihren Ausdruck in den 36% Transgressionen.

Wir dürfen also diesen Index bei einer Bestimmung mit verwenden. Hilzheimer (6, S. 408) hat bereits das verschiedene Verhältnis von Asthöhe zur Unterkieferlänge erkannt. Haben wir am Schädel ein Überwiegen des Wachstums der Längendimensionen gegenüber den anderen Maßen gefunden, so wird uns ein Gleiches am Unterkiefer nicht überraschen. Dies prägt sich wieder aus in den höheren juvenilen Mittelwerten und in den absoluten Maßen.

$$m_j^F = 62,51 \quad m_j^A = 64,70.$$

$$\text{Index 21} \quad \frac{\text{Zahnreihenlänge [18]} \times 100}{\text{Asthöhe [17]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 39-51 \quad M^F = 44,26$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 38-48 \quad M^A = 43,11$$

Transgressionen 64%.

Dies Verhältnis der Zahnreihenlänge zur Asthöhe ist nicht verwertbar, die Variationsbreiten fallen zusammen und die Mittelwerte sind zu schwach getrennt, so daß man nur von einer geringen Neigung des Feldhasen zu größerer Dentallänge, bezogen auf gleiche Asthöhe, sprechen kann. Die höhern juvenilen Mittelwerte, $m_j^F = 46,10$ und $m_j^A = 45,32$ bezeugen ein kräftigeres Wachstum der Asthöhe,

$$\text{Index 22} \quad \frac{\text{Zahnreihenlänge [18]} \times 100}{\text{Unterkieferlänge [16]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 25-31 \quad M^F = 26,28$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 26-32 \quad M^A = 28,04$$

Transgressionen 72%.

Die Tendenz des Alpenhasen zu größerer Zahnreihenlänge bei gleicher Unterkieferlänge ist zu schwach, um als trennend anerkannt zu werden. Wie ja zu erwarten, zeigt die Unterkieferlänge ein stärkeres Wachstum als die Zahnreihenlänge: $m_j^F = 28,81$ und $m_j^A = 29,46$. beide höher wie die adulten Mittelwerte.

Ich kann also Studer (19) nicht beistimmen, wenn er im Dental-Unterkieferlängenverhältnis einen Unterschied erblicken will. Für den

Alpenhasen gibt er S. 128 a. a. O. eine Variationsbreite von 27,3—30,3 an, für den Feldhasen von 24,6—26,9. Aus meinem Material ergibt sich, wie man oben sehen kann, ein weitestens Ineinandergreifen größerer Variationsbreiten. Auch Liebe (10, S. 234) erwähnt, daß zwischen seinen Schneehasen aus Livland und den Feldhasen in der Alveolenlänge kein Unterschied bestehe. Die Angaben von Miller (16, S. 532—533) (aus Kormos 7, S. 390) über die Grenzwerte der Alveolenlänge bei *Lepus timidus varronis* sind dahin zu erweitern, daß

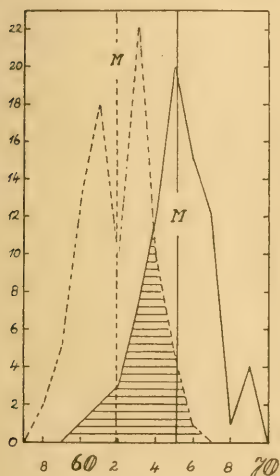


Fig. 11. Index 20.
Asthöhe : Unterkieferlänge.

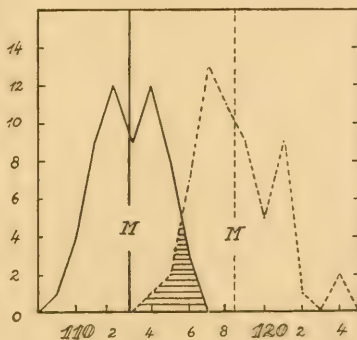


Fig. 11 a. Merkmal 24.
Astwinkel des Unterkiefers.

bei mir die Grenzwerte von 16,1—20,0 gehen, deren untere Grenze sich bei Zuziehen der juvenilen Exemplare bis 15,0, ja 12,9 verschiebt. Für den Mittelwert der Länge der Alveolenreihe habe ich genau dieselbe Zahl 17,77 (Miller = 17,8) berechnet.

$$\text{Index 23} = \frac{\text{Höhe des Corpus mandibulare [19]} \times 100}{\text{Unterkieferlänge [16]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 18-24 \quad M^F = 21,25$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 20-24 \quad M^A = 22,69$$

Transgressionen 48 0/0.

Trotz des Ineinandergreifens der Variationsbreiten läßt sich dieser Index für eine Charakterisierung später gut verwenden. Man kann immerhin sagen, der Unterkiefer des Alpenhasen zeigt bei gleicher Länge einen kräftigeren Körper, was auch Liebe (10, S. 234) und Hiltzheimer (6, S. 409) erwähnen. $m_j^F = 21,58$ und $m_j^A = 23,24$ sprechen für ein kräftiges Wachstum der Unterkieferlänge.

Merkmal 24. Astwinkel des Unterkiefers.

Der Winkel selbst wurde folgendermaßen bestimmt. Ich legte die Unterkieferhälfte mit der äußeren, labialen Seite nach oben auf eine dunkle Unterlage und fixierte mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates die Endpunkte der beiden den Winkel bildenden Masse auf einem Papier. Diese Endpunkte wurden durch Linien verbunden und der stumpfe Schnittwinkel mit dem Transporteur gemessen. Da beide Kieferhälften nicht immer den gleichen Winkel besaßen, habe ich das Mittel von beiden genommen. Als Richtungslinien dienten

1. Die Tangente vom hintersten (am weitesten caudalwärts gelegenen Punkt des Processus pterygoideus (Krause) an den obersten Punkt der Incisivenalveole.
2. Die Linie von der Spina maxillaris (Krause) zum höchsten Punkt des Processus condyloideus.

Fig. 11a läßt sofort erkennen, daß hier ein trennendes Merkmal vorliegt.

Variationsbreite des FH = von Winkel 114° — 124° $M^F = 118,41^{\circ}$

Variationsbreite des AH = von Winkel 109° — 116° $M^A = 112,84^{\circ}$

Transgressionen 10%, immerhin genug, um den Unterschied nicht zu einem absoluten zu stempeln. In Worten gefaßt:

Der Winkel zwischen dem aufsteigenden und horizontalen Unterkieferast ist beim Feldhasen größer als beim Alpenhasen, d. h. der aufsteigende Ast steht beim Alpenhasen steiler.

Und zwar ist der Unterschied schon in den juvenilen Formen gegeben, deren Mittelwerte $m^F = 117^{\circ}$ und $110,30^{\circ}$ betragen.

Das ist es jedenfalls auch, was Kormos (7) für den Polarhasen geltend macht, wenn er S. 390 anführt: „Der Processus coronoides (Lapsus calami für condyloideus?) steht am Unterkiefer des Polarhasen senkrechter zur Kaufläche der Zahnreihe als bei *Lepus europaeus* und dadurch ist auch der obere Rand des Processus mehr horizontal gelagert als beim Feldhasen“.

Ein weiteres Merkmal, das mir im Verlauf der Untersuchung auffiel, war das Verhalten der

Incisura semilunaris posterior.

Legt man die beiden Unterkieferhälften mit der lingualen Seite symmetrisch auf eine schwarze Unterlage in der Weise, daß sich die beiderseitigen Incisurae zu einer geschlossenen Figur ergänzen, so ist diese Figur bei Feld- und Alpenhase im allgemeinen verschieden.

Beim Alpenhasen ist sie mehr linsenförmig, eiförmig, während sie beim Feldhasen mehr einem herzförmigen Blatte (Veilchen) gleicht. Doch gibt es auch hier Ausnahmen und Übergänge und gerade an diesem sinnfälligen Merkmal kann man sehr schön die Variation innerhalb der Art mit den Augen verfolgen. Die Ausnahmen zeigen auch eindringlich, wie sehr man sich bei spärlichem paläontologischem Material vor Trugschlüssen hüten muß, wenn man nur auf ein Merkmal abstellt.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß aus allen diesbezüglichen Indices eine größere Länge des Feldhasenunterkiefers hervorgeht, eine begreifliche Parallelerscheinung zu seiner längeren Gesichtspartie.

Der Feldhase besitzt einen längern, schmälern Unterkiefer mit schiefer aufsteigenden Ast.

Zur Bestimmung mitzuverwenden sind der Winkel und das Verhältnis der Asthöhe zur Unterkieferlänge (Index 20).

Zähne.

In der Literatur spielen die Zähne in der Unterscheidung begreiflicherweise eine große Rolle. Ich will versuchen, die wichtigsten Unterscheidungen zusammenzufassen, die bis anhin zwischen Feldhasen und Schneehasen aufgestellt wurden, und ihre Berechtigung an unsern beiden Arten an Hand vorliegenden Materiales prüfen.

1. Erster oberer Backenzahn.

Blasius (2) gibt in seiner Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands S. 411 folgende Diagnose:

1. *L. europaeus* Pall. (bei Blasius *L. timidus* genannt). „Der Backenzahn hat nach innen eine einzige abgerundete Kante.“
2. *L. timidus* L. (*L. variabilis* bei Blasius). „Der erste obere Backenzahn ist nach innen eingebuchtet, zweikantig“.

Hescheler (5) S. 84 bestätigt diese Diagnose an seinen paläontologischen Objekten. Blasius' Diagnose ist übrigens sehr unklar formuliert, denn sie läßt nicht von vornherein vermuten, daß damit die Schmelzfalten und nicht die äußere Kronenwand gemeint ist, wie man dann nachträglich an seinen Zeichnungen Fig. 228 und 229, sowie der nähern Beschreibung S. 412 und 420 merkt. Diese bessere Formulierung findet man in Lönnberg (11) S. 282 mit Zeichnung:

„The foremost premolar of the maxillary is more simple in *L. europaeus*, with, as a rule, only two enamel-folds, while the same teeth in *L. timidus* has three.“

Er fügt aber gleich in einer Anmerkung zu *L. europaeus* hinzu: „Indications of the third fold may, however, sometimes be seen.“

Mit Nathusius (17, S. 22), Liebe (10, S. 232), Hiltzheimer (6, S. 407), Kormos (7, S. 387), muß ich diesen Unterschied verwerfen und kann ihn für unsere Arten nicht anerkennen. Es ist ausgeschlossen nach dem ersten obern Backenzahn Alpenhase und Feldhase zu unterscheiden.

Nach obiger Diagnose wären z. B. bei genauer Untersuchung von Feldhase Nr. 50—108 nur Nr. 76, 77, 84, 88, 92, 93, 94, 96, 107 typische Feldhasen! Die überwiegende Zahl sind Ausnahmen oder Übergänge oder gar wie bei FH Nr. 23, 28, 29, 95, 98, 103 sind linker und rechter Zahn verschieden! Daß der angegebene Unterschied nicht durchgehend ist, hat Nathusius selbst, der ihn mit Blasius zusammen aufstellte, schon 1876 erkannt, denn er schreibt darüber (2, S. 22), „ein Kennzeichen, welches sich, nebenbei gesagt, seitdem das Material reichhaltiger geworden ist, auch nicht als konstant bewährt hat.“

2. Obere Incisiven.

Forsyth Major (13) weist in seiner Arbeit darauf hin, daß der Schneehase in der Längsrinne seiner oberen Incisiven Zement besitze, und sich dadurch vom Feldhasen, der daselbst kein Zement aufweise, unterscheide.

Ebenso argumentiert Kormos (7, S. 388), und auch Hescheler (5, S. 86) findet den Unterschied in seinem paläontologischen Material bestätigt. In gleicher Weise erwähnt Lyon (12, S. 394) den oberen Incisivus von *Lepus timidus* als „usually filled with cement“, ohne jedoch das Fehlen bei *Lepus europaeus* zu betonen. Doch finden wir auf seiner Tabelle der Incisivenquerschnitte S. 351 die Rinne bei *Lepus*

europaeus (Nr. 21) nicht mit Zement ausgefüllt, im Gegensatz zum schwedischen Schneehasen (Nr. 20). Neben *Lepus timidus* besitzen nach ihm (S. 350) ferner noch Zement *Lepus* (*Lepus*) *campestris*, *Lepus* *var-kandensis*, *Lepus ochropus*, *Lepus* (*Macrotolagus*) *texianus* und *Caprolagus*.

Hilzheimer (6, S. 407) findet aber bei *Lepus timidus* in der Hälfte der Fälle keinen Zement.

Auch ich kann die Unterscheidung nicht aufrecht erhalten. Alpenhase Nr. 46, 91, 93, 103, 108 besitzen kein Zement, bei den anderen findet man alle Übergänge von Zementspuren bis zur typischen Ausbildung. Oft ist in dem sichtbaren Teil der Rinne kein Zement zu sehen, sondern erst in dem Teil der Rinne, der vom Knochen bedeckt ist. Ferner ist in beiden Zähnen die Menge des Zementes nicht immer gleich, er kann sogar im einen fehlen und im andern sehr gut vorhanden sein. Wenn wir jedoch sehen, daß bei den Feldhasen Nr. 4, 25, 36, 41, 63, 67, 91, 97, 98, 99, 100, und 106 auch Zement in der Rinne sich findet, so müssen wir daraus schließen:

Das Fehlen resp. Vorkommen von Zement in der Längsrinne der oberen Incisiven darf nicht als Kriterium zur Unterscheidung von *Lepus europaeus* Pall., *Lepus medius varronis* Miller dienen.

Nach Kormos (7, S. 388) soll der obere wie untere Schneidezahn des Polarhasen bedeutend größer und nicht so stark gekrümmt sein, wie der des Feldhasen. Ich habe dies nicht nachgeprüft, um die den Zahn umschließende Knochenpartie nicht zu zerstören.

3. Erster unterer Backenzahn.

Hilzheimer (6) gibt S. 408 folgende Beschreibung:

„Der erste untere Backenzahn erreicht in vielen Fällen eine bedeutende Größe bei *Lepus europaeus typicus*. Diese Größe zeigt sich weniger in seinen Längenmaßen gegenüber *Lepus timidus*, als in einer Zunahme seines Volumens, welche an der stark gebogenen inneren Wand kenntlich ist. — — — Wenn sich nun bei *Lepus europaeus* auch oft Formen wie bei *Lepus timidus* finden, so habe ich bei dem letzteren doch niemals einen so mächtig entwickelten und so gestalteten unteren ersten Backenzahn gefunden, wie Fig. 10b zeigt.“

Ich konnte an meinem Material keinen Unterschied im ersten Unterkieferbackenzahn finden.

4. Letzter unterer Backenzahn.

Blasius (2) und Studer (19) betonen hier einen Unterschied. Blasius hält auseinander:

Feldhase (S. 413): „Beide Schmelzröhren oder Schmelzschlingen außen durch eine scharfwinkelige Bucht getrennt, nach innen fast in eine einzige Karte vereinigt, der Zahn also außen deutlich zweikantig, innen einkantig oder nur schwach angedeutet zweikantig.“

Lepus variabilis (S. 420): „Beide Schmelzröhren nach innen und außen deutlich durch eine Einbucht voneinander getrennt, nach beiden Seiten zweikantig.“

Die treffendste Bewertung erhält diese Trennung später von Nathusius selbst, dem Mitarbeiter von Blasius: „Nachdem ich jetzt die mir zurzeit vorliegenden 61 Schädel revidiere, finde ich, daß eine Konstanz der Form, wie die Angabe von Blasius sie voraussetzt, in bezug auf diesen hinteren unteren Backenzahn keineswegs besteht“ (17, S. 23).

Ich schließe mich dieser Negation durchaus an, denn bei Alpenhase wie Feldhase treffe ich Zweikantigkeit in allen Formen der Ausbildung. Nebenbei möchte ich hinzufügen, daß hie und da die beiden Röhren gemeinsame Mittellamelle durchbrochen war. Mit obiger Negation wird auch der Angabe von Studer (19) der Boden entzogen, der S. 129 das gleiche Kriterium für den Alpenhasen gebraucht: „Beim Alpenhasen steht der letzte Zahn steiler, die Schmelzröhren sind auch nach innen durch eine Einbuchtung getrennt.“ Ebensowenig kann ich die Steilheit als Kriterium gelten lassen. Man könnte allerdings berechtigterweise erwarten, daß die steilere Stellung des Unterkiefer-Astes beim Alpenhasen eine steilere Stellung auch des letzten Molaren bewirke, doch zeigt mein Material völlige Vermischung dieses Charakters zwischen beiden Arten. Zudem lockern sich die Zähne in den Alveolen beim Mazerieren und Trocknen und können so leicht eine andere Richtung als die natürliche annehmen und nur schon dadurch eine unsichere Basis für die Bestimmung liefern.

Für unsere Feld- und Alpenhasen gilt:

Der letzte Unterkiefermolar zeigt keinen durchgehenden Artunterschied, weder in Form noch Lage.

5. Untere Incisiven.

Bei Hilzheimer (6, S. 408) trifft man folgende Charakterisierung:

„Bei *Lepus europaeus typicus* ist die Vorderwand gerade, meistens schwach konvex. Bei *Lepus timidus typicus* dahingegen springen die beiden Seitenkanten scharf vor, wodurch die Vorderwand konkav wird.“

Zwischen meinen beiden Arten konnte ich diesen Unterschied nicht entdecken. Man wird ihm auch von vornherein keinen zu großen Wert bei-

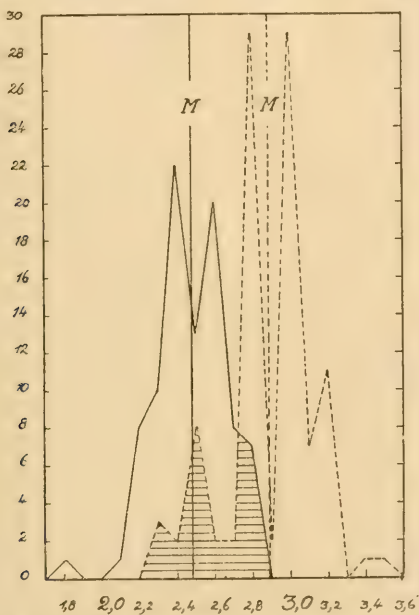


Fig. 12. Merkmal 25. Breite der unteren Incisiven.

messen können, da er schwierig und unsicher festzustellen ist, vor allem aber, weil diese Partie ein Gebiet stärkster Usur und eo ipso sehr labil ist.

Dagegen ist seiner folgenden Unterscheidung beizustimmen: „Ferner ist die Form der Zähne eine ganz andere, sie sind stets bei unseren einheimischen Hasen viel kräftiger und breiter als beim schwedischen . . .“ (S. 408). Ebenso hebt Kormos (7, S. 389) die größere Breite des unteren Schneidezahns gegenüber dem Polarhasen hervor.

Man vergleiche dazu:

6. Merkmal 25.

Breite der unteren Incisiven:

Variations-Breite des FH = 2,3 bis 3,5 mm

Variations-Breite des AH = 2,1 (1,8 juv.) bis 2,8 mm

 $M^F = 2,89$

Transgressionen 26%. (Fig. 12.)

 $M^A = 2,48$

Trotzdem es sich um Zehntelmillimeter handelt, ist doch eine Differenz gegeben, denn die Schmelzflächen gestatten eine haarscharfe Messung. Man wird also dieses auch dem geübten Auge zugängliche Merkmal bei einer Bestimmung mitverwenden dürfen.

Mit Ausnahme der letzteren hält also keine der bisherigen Zahndiagnosen einer durch größeres Material geschärften Kritik stand.

Hingegen lassen sich *Lepus europaeus* und *Lepus medius varronis* sicher durch die Form des Querschnittes ihrer Incisiven bestimmen, wie aus Fig. 13 evident wird.

Der obere Incisiven-Querschnitt bildet beim Feldhasen ein Rechteck, beim Alpenhasen ein Quadrat. Die Längsrinne liegt beim Feldhasen gegen die Mitte zu, beim Alpenhasen mehr gegen den medialen Rand; beim Feld-



Fig. 13. Obere Incisiven-Querschnitte von *F* = Feldhase,

A = Alpenhase.

hasen sind beide Rinnenränder symmetrisch zu ihrem tiefsten Punkt geneigt, beim Alpenhasen verläuft die mediale Kurve steiler.

Vergleicht man daraufhin die Querschnittszeichnungen bei Kormos (7, S. 387, Fig. b und c), so zeigen sie die genannten Phänomene; jedoch bewußt sind sie dem Autor nicht geworden, denn er erwähnt darüber nichts.

Nun verstehen wir auch die größere Breite der unteren Feldhasen-incisiven als Antipoden der oberen.

Scapula.

Index-Übersicht.

$$\text{Index 26} = \frac{\text{Scapulabreite [21]} \times 100}{\text{Scapulalänge [20]}}$$

$$\begin{aligned}\text{Index 27} &= \frac{\text{Collumbreite [22]} \times 100}{\text{Scapulalänge [20]}} \\ \text{Index 28} &= \frac{\text{Acromionlänge [23]} \times 100}{\text{Scapulalänge [20]}} \\ \text{Index 29} &= \frac{\text{Collumbreite [22]} \times 100}{\text{Coracoglenoidalbreite [24]}}\end{aligned}$$

Maß-Übersicht. (Fig. 14.)

Nr. 20. Scapulalänge. In der Richtung der Spina scapulae gemessen vom distalsten Punkt des Außenrandes der Cava glenoida zum Schnittpunkt der Verlängerung der Spina scapulae mit dem dorsalen Rand der Scapula.

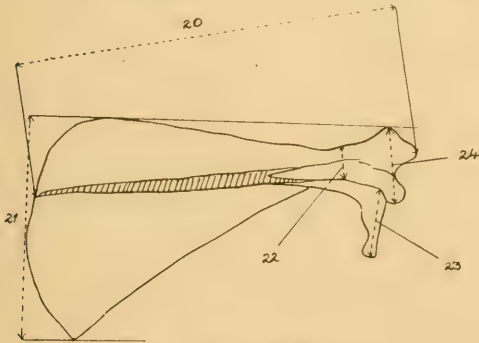


Fig. 14. Scapula. Maßübersicht.

Nr. 21. Scapulabreite. Wie Figur zeigt. Näheres siehe Text.

Nr. 22. Collumbreite. In der Ebene der Schulterblattfläche die schmalste Stelle des Collum.

Nr. 23. Acromionlänge. Wie Figur zeigt. Unsicher.

Nr. 24. Coracoglenoidalbreite. Größte Breite zwischen Processus coracoideus und dem gegenüberliegenden Rande der Gelenkpfanne.

Die Scapula wurde der Vollständigkeit halber auch noch untersucht, obwohl, wie es sich zeigte, an einem solch wenig exponierten Knochen keine Differenzen zu erwarten waren.

$$\text{Index 26} = \frac{\text{Scapulabreite [21]} \times 100}{\text{Scapulalänge [20]}}$$

Die Breite erhielt ich, indem der craniale Rand der Scapula an den einen Schenkel des Meßzirkels gelegt und so die Entfernung vom äußersten Punkt des Scapularandes gemessen wurde.

Variationsbreite des FH = 52—68 M^F = 60,15

Variationsbreite des AH = 49—67 M^A = 59,46

Transgressionen 80 %. Kein Unterschied.

$$\text{Index 27} = \frac{\text{Collumbreite [22]} \times 100}{\text{Scapulalänge [20]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 8,1-10,4 \quad M^F = 9,257$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 7,8-10,0 \quad A^A = 8,922$$

Transgressionen 70%.

Wenn auch der Feldhase bei gleicher Länge zu größerer Breite neigt, so ver-
bieten die 70% Transgressionen irgend eine stärkere Betonung dieses Index.

$$\text{Index 28} = \frac{\text{Acromionlänge [23]} \times 100}{\text{Scapulalänge [20]}}$$

Da die Form des Acromion (Processus haematus nach Krause [8], Metacromion
nach Flower [3]) sehr verschieden und unsicher zu messen ist, wurde dieser Index
nicht an allen Individuen gemessen. Eine probeweise Messung von je 30 Stück ergab
völliges Zusammenfallen der Kurven.

$$\text{Index 29} = \frac{\text{Collumbreite [22]} \times 100}{\text{Coracoglenoidalbreite [24]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 41-50 \quad M^F = 45,40$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 39-51 \quad M^A = 45,14$$

Transgressionen 88%. Kein Unterschied.

Die Scapula der beiden Hasenarten besitzt für die Unterscheidung
keinen systematischen Wert.

Anmerkung zum Abschnitt Scapula. Die Clavicula wurde, mit Ausnahme
der ersten drei Exemplare, von allen Individuen präpariert und aufbewahrt; bei den
ersten drei Individuen wurde sie übersehen, wie zuerst in der Literatur auch, da sie
eine kleine rudimentäre Spange darstellt, die völlig in die Muskulatur eingebettet ist.
Unterschiede habe ich an der Clavicula keine bemerkt und für Maßuntersuchungen ist
sie zufolge ihrer unbestimmten Begrenzung nicht gut zu verwenden.

Becken.

Index-Übersicht.

$$\text{Index 30} = \frac{\text{Beckenbreite [26]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Index 31} = \frac{\text{Iliumlänge [27]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Index 32} = \frac{\text{Ischiumlänge [28]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Index 33} = \frac{\text{Größte Weite des Acetabulum [29]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Index 34} = \frac{\text{Breite des Foramen obturatum [30]} \times 100}{\text{Länge des Foramen obturatum [31]}}$$

$$\text{Index 35} = \frac{\text{Iliumbreite [32]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

Maß-Übersicht. (Fig. 15.)

Nr. 25. Beckenlänge. Die größte Länge in der Längsachse durch Ilium, Acetabulum
und Ischium.

- Nr. 26. Beckenbreite. Die größte Breite von der lateralen Kante des Ischium zur Symphyse.
- Nr. 27. Iliumlänge. Distanz vom vordersten Punkt des cranialen Acetabularrandes zum am meisten cranial gelegenen Punkt des Vorderrandes der Darmbeinschaukel.
- Nr. 28. Ischiumlänge. Ist gemessen vom caudalst gelegenen Punkt der Tuberositas ossis ischii zum hintersten Punkt des Acetabularrandes.
- Nr. 29. Größte Weite des Acetabulums. Vom vordersten zum hintersten Acetabularrand.
- Nr. 30. Breite des Foramen obturatum. Mit Hilfe des Gleitzirkels mit gekreuzten Armen.
- Nr. 31. Länge des Foramen obturatum. Wie Nr. 30.
- Nr. 32. Iliumbreite. Größte Breite der Darmbeinschaukel senkrecht zu ihrer Längsachse.

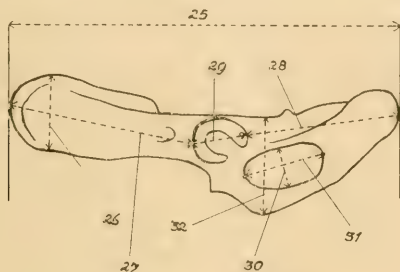


Fig. 15. Becken. Maßübersicht.

$$\text{Index 30} = \frac{\text{Beckenbreite [26]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

Nach den negativen Befunden an der Scapula werden wir auch am Becken keine verwertbaren Differenzen erwarten. Einzig im Verhältnis der Beckenbreite zur Beckenlänge können wir hervorheben, daß der Alpenhase bei gleicher Länge zu größerer Breite neigt:

$$\text{Variationsbreite des FH} = 25-34 \quad M^F = 28,34$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 27-36 \quad M^A = 30,38.$$

Die auftretenden 61% Transgressionen beeinträchtigen aber diese Differenz und verleihen ihr einen untergeordneten, zu einer Bestimmung nicht verwertbaren Charakter. Die übrigen Proportionen liefern noch negativere Resultate.

$$\text{Index 31} = \frac{\text{Iliumlänge [27]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 43-49 \quad M^F = 46,98$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 42-49 \quad M^A = 47,42.$$

$$\text{Transgressionen} = 74\%. \text{ Nicht verwertbar.}$$

$$\text{Index 32} = \frac{\text{Ischiumlänge [28]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 39-47 \quad M^F = 42,90$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 39-47 \quad M^A = 42,26.$$

Gänzlich zusammenfallen der Variationsbreiten und Mittelwerte.

Transgressionen 74%, Kein Unterschied.

$$\text{Index 33} = \frac{\text{GröÖte Weite des Acetabulum [29]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 9-12 \quad M^F = 10,96$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 10-13 \quad M^A = 11,44.$$

Transgressionen = 74%. Negatives Resultat.

$$\text{Index 34} = \frac{\text{Breite des Foramen obturatum [30]} \times 100}{\text{Länge des Foramen obturatum [31]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 60-75 \quad M^F = 68,03$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 62-74 \quad M^A = 68,29.$$

Transgressionen = 66%. Kein Unterschied.

(Beide Maße wurden mit Hilfe des Gleitzirkels mit gekreuzten Spitzen gemessen.)

$$\text{Index 35} = \frac{\text{Iliumbreite [32]} \times 100}{\text{Beckenlänge [25]}}$$

$$\text{Variationsbreite des FH} = 22-28 \quad M^F = 25,74$$

$$\text{Variationsbreite des AH} = 22-28 \quad M^A = 24,84.$$

Transgressionen 73%.

Wenn auch der Feldhase Tendenz zu größerer Iliumbreite bei gleicher Beckenlänge zeigt, so sind wir zufolge der gleichen Variationsbreite und der 73% Transgressionen nicht berechtigt, darin einen verwertbaren Unterschied zu erblicken. Nach allem müssen wir folgern:

Das Becken der beiden Arten weist keine trennenden Charaktere auf; eine Zuteilung eines aufgefundenen Beckens zur einen oder anderen Art ist auf Grund der angeführten Indices unmöglich. Geschlechtsunterschiede habe ich am Becken keine beobachtet.

Extremitäten.

Daß der Alpenhase längere Hinterextremitäten besitzt, darin sind die Autoren einig. Meist bewegen sich die Angaben in dieser allgemeinen Form. 1880 begnügt sich aber Liebe (10) nicht mehr mit dieser summarischen Diagnose, sondern sucht herauszubringen, welche Komponente der Hinterextremität eigentlich diese größere Länge bewirke und findet S. 236:

„Daß der Schneehase mit auffällig längeren Hinterläufen ausgestattet erscheint, beruht aber hauptsächlich darauf, daß bei ihm der Hinterfuß und namentlich der Mittelfuß länger ist.“ In analoger Weise spricht er sich auch über die längeren Vorderläufe des Schneehasen aus.

Zu denselben Resultaten ist auch Schäff in seiner „Jagdtierkunde“ (18) S. 186 gekommen. Leider stand mir dieses Werk erst nach Abschluß meiner Arbeit zur Verfügung.

Herauszufinden, ob dem nun so ist und in welchem Verhältnis die einzelnen Extremitätenabschnitte zueinander stehen, ist die Aufgabe folgender Indexanalysen.

Vorderextremitäten.

Quotienten- und Index-Übersicht.

Quotient 36 = Humeruslänge [33] : 7. Thoracalwirbel [37]

Quotient 37 = Radiuslänge [34] : 7. Thoracalwirbel [37]

Quotient 38 = Carpus- + Metacarpuslänge [35] : 7. Thoracalwirbel

Quotient 39 = Phalanx III-Länge [36] : 7. Thoracalwirbel

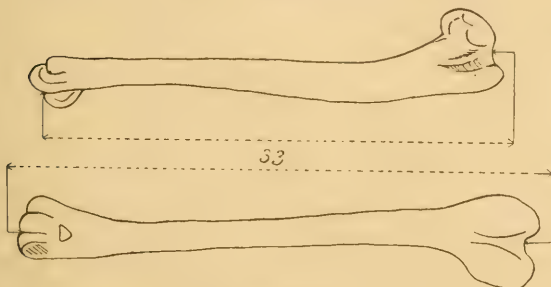


Fig. 16. Humerus-Länge.

$$\text{Index 40} = \frac{\text{Humeruslänge [33]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$$

$$\text{Index 41} = \frac{\text{Radiuslänge [34]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$$

$$\text{Index 42} = \frac{\text{Carpus- + Metacarpuslänge [35]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$$

$$\text{Index 43} = \frac{\text{Phalanx III-Länge [36]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$$

Index-Übersicht über Hinterextremität siehe S. 92.

Maß-Übersicht.

Nr. 33. Humeruslänge. Vom höchsten Punkt der Gelenkfläche im Verlauf der Sulcus intertubercularis zum distalsten Punkt der Trochlearrinne, also von Gelenkfläche zu Gelenkfläche. (Fig. 16.)

Nr. 34. Radiuslänge. Vom vorderen Rande des Ausschnittes für die laterale Rolle der Trochlea humeri zur Mitte des vorderen Randes der distalen Gelenkfläche.

- Nr. 35. Carpus- + Metacarpuslänge. Von der proximalen Gelenkfläche des os carpi intermedium zur distalen Gelenkfläche des Metacarpale III längs dem III. Finger.
- Nr. 36. Länge der Phalanx III. Von der proximalen Gelenkfläche der ersten zum distalen Ende des letzten Phalangengliedes.
- Nr. 37. Länge des 7. Thoracalwirbels. Auf seiner ventralen Seite von Gelenkfläche zu Gelenkfläche gemessen.
- Nr. 38. Handlänge = Addition von Maß 35 + 36.
- Nr. 39. Vorderbeinlänge = Addition von Maß 33 bis 36.

Der 7. Thoracalwirbel wurde gewählt, einerseits, weil er einer der kleinsten ist, andererseits, weil er als letzter der echten Rippen tragenden Wirbel leicht erkannt wird. Zudem bildet er ein sehr konstantes Maß, das am wenigsten durch Einfluß der Lebensweise verändert wird. Die Extremitätenknochen werden am sichersten von Gelenkfläche zu Gelenkfläche gemessen, wodurch man zugleich Maße erhält, die sich ohne große Fehlerquellen zur gesamten Länge der Extremität addieren lassen.

Quotient 36. Humeruslänge [33] : 7. Thoracalwirbel [37].

Variationsbreite des FH = 9,0—10,9 $M^F = 9,849$

Variationsbreite des AH = 8,8—10,8 $M^A = 9,783$

Transgressionen 77%.

In der Länge des Humerus, ausgedrückt in Wirbellängen, besteht zwischen Feld- und Alpenhase kein Unterschied.

Die juvenilen Mittelwerte lasse ich im folgenden weg, da uns das gegenseitige Wachstumsverhältnis keinen wesentlichen Beitrag zu einem vermehrten Verständnis des Ganzen liefert. Zudem haben wir es bei den Extremitäten nicht mit einem in sich geschlossenen und einheitlichen Ganzen zu tun wie beim Schädel, wo die verschiedenen Längen- und Breitendimensionen in einem viel abhängigeren, ursächlicheren Wachstumszusammenhange stehen.

Quotient 37. Radiuslänge [34] : 7. Thoracalwirbel.

Variationsbreite des FH = 9,5—11,4 mit 2 Sonderlingen 11,8

Variationsbreite des AH = 9,1—11,1

$M^F = 10,628$

$M^A = 10,07$

Transgressionen 52½%.

Der Feldhase neigt zu relativ längerem Radius, jedoch als unterscheidendes Merkmal dürfen wir dies nicht hinstellen, da die Mittelwerte bei solch großer Variationsbreite noch zu wenig getrennt sind, wie die 52½% Transgressionen zeigen.

Quotient 38.

Carpus- + Metacarpuslänge [35] : 7. Thoracalwirbel.

Variationsbreite des FH = 3,5—4,6 $M^F = 3,90$

Variationsbreite des AH = 3,3—4,6 $M^A = 3,85$

Transgressionen 79%. (Fig. 17.)

Aus allem geht hervor: In der Länge der Mittelhand, ausgedrückt in Längen des 7. Thoracalwirbels, besteht zwischen

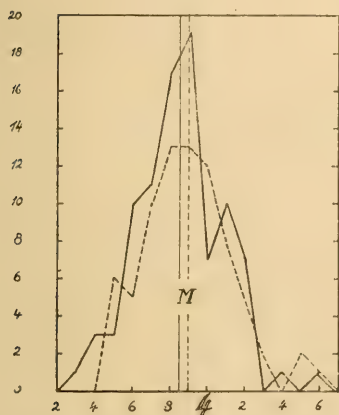


Fig. 17. Quotient 38.

Carpus- + Metacarpuslänge ausgedrückt in Längen des 7. Thoracalwirbels.

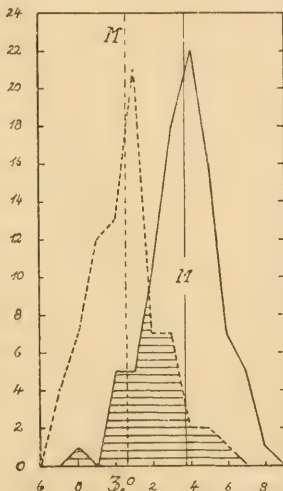


Fig. 18.

Länge der Phalanx III in Längen des 7. Thoracalwirbels.

Lepus europaeus Pall. und *Lepus medius varronis* Miller kein Unterschied.

Quotient 39, Phalanx III-Länge [36] : 7. Thoracalwirbel.

Variationsbreite des FH = 2,7—3,6 $M^F = 3,06$

Variationsbreite des AH = 2,8—3,8 $M^A = 3,37$

Transgressionen 36%.

Wie aus Fig. 18 und aus den Zahlen hervorgeht, liegt hier ein Unterschied vor.

Die Phalangen des Vorderfußes sind beim Alpenhasen länger als beim Feldhasen.

Neben den einfachen Quotienten wurde auch hier noch ergänzend die Indexmethode angewandt und die verschiedenen Dimensionen in % der Handlänge ausgedrückt.

$$\text{Index 40} \quad \frac{\text{Humeruslänge [33]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$$

Variationsbreite des FH = 130—153 $M^F = 141,82$

Variationsbreite der AH = 127—147 $M^A = 136,04$

Transgressionen = 52%. Da wir von Quotient 36 her wissen, daß die beiden Humeri, in Wirbellängen ausgedrückt, sich nicht unterscheiden,

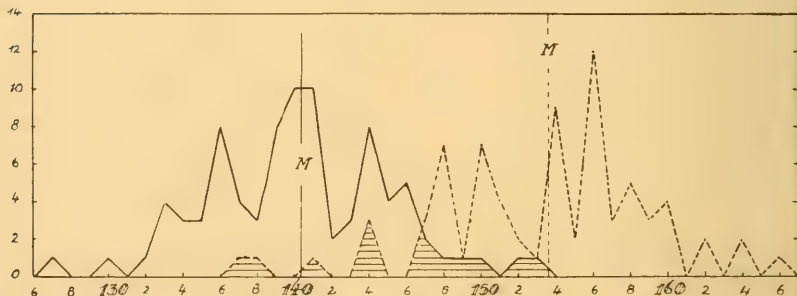


Fig. 19. Index 41. Radiuslänge : Handlänge.

so müssen wir hier umkehren und folgern: Bei gleicher Humeruslänge zeigt der Alpenhase Tendenz zu längerer Hand.

$$\text{Index 41} \quad \frac{\text{Radiuslänge [34]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$$

Variationsbreite des FH = 137—167 mit Frequenz 0 der Klassen 139, 140, 142, 143, 145 und 146.

Variationsbreite der AH = (127) 130—153.

$M^F = 153,58$

$M^A = 140,25$

Transgressionen 16½%. (Fig. 19.)

In Übereinstimmung mit Quotient 37 zeigt der Feldhase einen längeren Radius bei gleicher Handlänge.

Index 42 $\frac{\text{Carpus-} + \text{Metacarpuslänge} [35] \times 100}{\text{Handlänge} [38]}$
Variationsbreite des FH = 54—58 MF = 56,12
Variationsbreite des AH = 51—57 MA = 53,33
Transgressionen 14⁰/. (Fig. 20.)

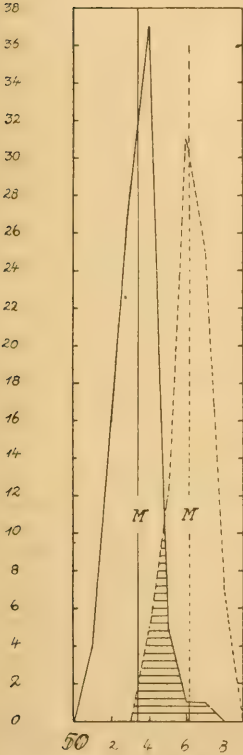


Fig. 20. Index 42.

Carpus- + Metacarpuslänge : Handlänge.

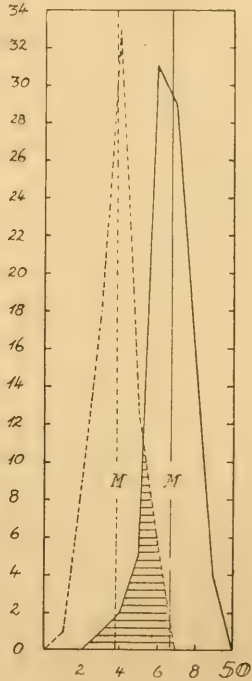


Fig. 21. Index 43.

Lösung der Phalanx III : Handlänge.

Auch dieser Index spricht deutlich für die größere Handlänge des Alpenhasen, denn die ausgeprägte Differenz beruht nicht auf einer ver-

schiedenen Länge von Carpus + Metacarpus, wie uns Quotient 38 demonstrierte, sondern auf der verschiedenen Handlänge, bedingt durch die längeren Phalangen des Alpenhasen, wie uns Index 43 noch klarer erkennen lassen wird.

Wie der vorhergehende, ist auch vorliegender Index sehr wohl mitzuverwenden bei einer Bestimmung der Art.

$$\text{Index 43} \quad \frac{\text{Länge der Phalanx III [36]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$$

Variationsbreite des FH = 41—46 MF — 43,83

Variationsbreite des AH = 43—49 MA = 46,69

Transgressionen 17%. (Fig. 21.)

In 83% der Fälle zeigt der Alpenhase bei gleicher Handlänge längere Phalangen als der Feldhase.

Wie uns der Vergleich mit der Handlänge und vor allem dem 7. Thoracalwirbel gelehrt hat, ist die größere Länge des Alpenhasenvorderfußes nicht wie Liebe (10) und Schäff (18) angeben eine Folge seiner längeren Mittelhand, sondern seiner längeren Phalangen.

Zusammenfassung der Vorderextremitätenresultate.

Fassen wir die Resultate über die Vorderextremität zusammen, so treten folgende positive Punkte hervor:

1. Der Feldhase zeigt Tendenz zu relativ längerem Radius. Quotient 37 und Index 41.
2. Der Alpenhase besitzt relativ längere Phalangen, verglichen mit 7. Thoracalwirbel und Handlänge. Quotient 39 und Index 43.
3. Bei gleicher Länge des Humerus, Radius und der Carpus und Metacarpus zeigt der Alpenhase größere Handlänge. Index 40, 41, 42.
4. Die größere Handlänge des Alpenhasen beruht nur auf seiner größeren Phalangenlänge. Index 42, Quotient 39 (und 38).

In analoger Weise soll die Analyse der

Hinterextremität

erfolgen.

Quotienten- und Index-Übersicht.

Quotient 44 = Femurlänge [40] : 7. Thoracalwirbel [37]

Quotient 45 = Tibiallänge [41] : 7. Thoracalwirbel [37]

Quotient 46 = Tarsus + Metatarsulänge [42] : 7. Thoracalwirbel [37]

Quotient 47 = Phalanx III-Länge [43] : 7. Thoracalwirbel [37]

$$\begin{aligned}\text{Index 48} &= \frac{\text{Femurlänge [40]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}} \\ \text{Index 49} &= \frac{\text{Tibiallänge [41]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}} \\ \text{Index 50} &= \frac{\text{Tarsus-} + \text{Metatarsuslänge [42]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}} \\ \text{Index 51} &= \frac{\text{Phalanx III-Länge [43]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}\end{aligned}$$

Maß-Übersicht.

- Nr. 40. Femurlänge. Der Knochen wird mit der medialen Seite auf die Unterlage gelegt, so daß Caput femoris und Condylus internus aufliegen; die hintere Seite berührt den Führungsstab des Gleitzirkels. Die gleitenden Schenkel des Zirkels geben die größte Distanz der Gelenkflächen an. (Fig. 22.)
- Nr. 41. Tibiallänge. Von der Grube vor der Eminentia intercondyloidea zur Gelenkfläche des Malleolus lateralis.

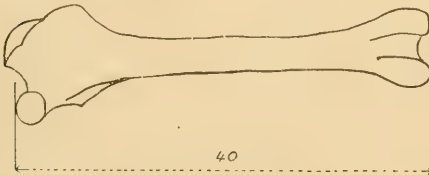


Fig. 22. Maß Nr. 40. Femurlänge.

- Nr. 42. Tarsus- + Metatarsuslänge. Von der proximalen Seite der Gelenkfläche des Talus zur Gelenkfläche des distalen Endes des Metatarsale III.
- Nr. 43. Länge der Phalanx III. Von der proximalen Gelenkfläche des 3. Fingers bis zu dessen distalem Ende.
- Nr. 44. Fußlänge. Addition der Maße 42 + 43.
- Nr. 45. Hinterbeinlänge. Addition der Maße 40 bis 43.

Der Unterschied der Endpunkte von 41 und 42 hebt sich gegenseitig auf, darum wurden die Maße dennoch gewählt.

Quotient 44. Femurlänge [40]: 7. Thoracalwirbel [37].

Variations-Breite des FH = 11,0—13,5 $M^F = 122,55$

Variations-Breite des AH = 10,8—13,6 $M^A = 121,67$

Transgressionen 67%.

Die Femora der beiden Arten zeigen, in Wirbellängen ausgedrückt, keinen Längenunterschied; eine Neigung zu längerem Femur beim Feldhasen kaum zu erwähnen.

Quotient 45. Tibiallänge [41]: 7. Thoracalwirbel [37].

Variations-Breite des FH = 12,8—15,9 $M^F = 141,43$

Variations-Breite des AH = 12,8—16,2 $M^A = 144,62$

Transgressionen 65%.

Innerhalb fast gleich großer Variationsbreite ist beim Alpenhasen eine schwache Tendenz zu etwas längerer Tibia vorhanden.

Quotient 46.

Tarsus- u. Metatarsuslänge [42]: 7. Thoracalwirbel [37].

Variations-Breite des FH = 7,2—9,5 $M^F = 81,26$

Variations-Breite des AH = 7,5—9,8 $M^A = 84,29$

Transgressionen 68%. (Fig. 23.)

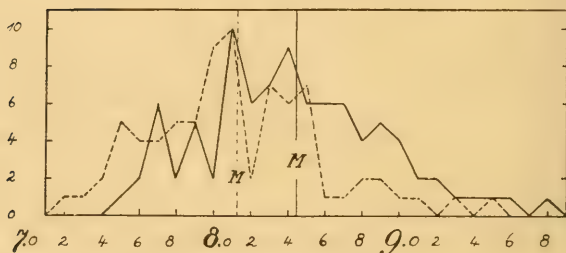


Fig. 23. Quotient 46.

Tarsus- + Metatarsuslänge in Längen des 7. Thoracalwirbels.

Auch hier beim Alpenhasen geringe Neigung zu größerer Tarsus-Metatarsuslänge, welche aber ebensowenig wie im vorhergehenden zu einer Unterscheidung berechtigt.

Quotient 47. Länge der Phalanx III [43]: 7. Thoracalwirbel [37].

Variations-Breite des FH = 4,3—5,4 mit einem Sonderling 5,7

Variations-Breite des AH = 5,2—6,6

$M^F = 4,861$

$M^A = 5,793$

Transgressionen 9½%. (Fig. 24.)

Die Phalangen des Alpenhasen, ausgedrückt in Wirbel-längen, sind länger als die Phalangen des Feldhasen.

Die größere Länge der Hinterextremität des Alpenhasen beruht wohl auf einem längeren Fuß, nicht aber auf einem größeren Mittelfuß,

wie Liebe und Schöff anführen, sondern, wie gezeigt, auf längeren Phalangen, analog der Hand. Der Quotient ist mit zu verwerten bei der Bestimmung.

Die gleichen Dimensionen seien wieder, wie bei der Hand, in Prozenten der Fußlänge ausgedrückt. Dabei müssen alle Proportionen, mit Ausnahme der letzten natürlich, für größere Indices des Feldhasen, d. h. umgekehrt für größere Fußlänge des Alpenhasen sprechen. Um irrige Vorstellungen zu vermeiden, wollen wir die Ergebnisse der Indices dann auch umgekehrt formulieren. Denn wir wissen ja aus den hier vorher-

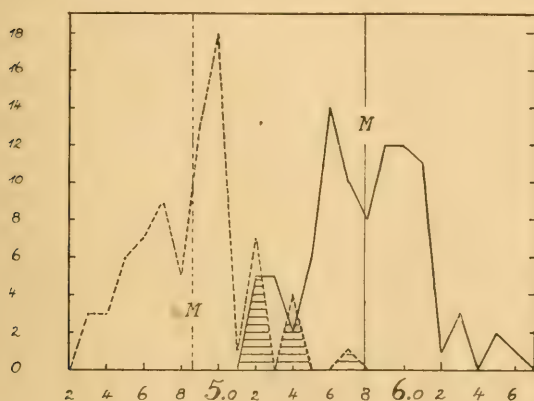


Fig. 24. Quotient 47.

Fuß-Phalanx III in Längen des 7. Thoralwirbels.

gegangenen Quotienten, daß nur in der Phalangenlänge und soweit nur in der Fußlänge der wirkliche Unterschied besteht und nicht in Femur, Tibia usw.

$$\text{Index 48} \quad \frac{\text{Femurlänge [40]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$$

Variations-Breite des FH = 86—101 $M^F = 94,73$

Variations-Breite des AH = 82—90 $M^A = 85,63$

Transgressionen 6%. (Fig. 25.)

Bezogen auf gleiche Fußlänge besitzt der Feldhase ein größeres Femur; oder aber nun den tatsächlichen Verhältnissen entsprechend: Der Alpenhase hat bei gleicher Femurlänge einen längeren Hinterfuß.

$$\text{Index 49} \quad \frac{\text{Tibiallänge [41]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$$

Variations-Breite des FH = 100—118 $M^F = 109,58$

Variations-Breite des AH = 94—109 $M^A = 102,51$

Transgressionen 28%. (Fig. 26.)

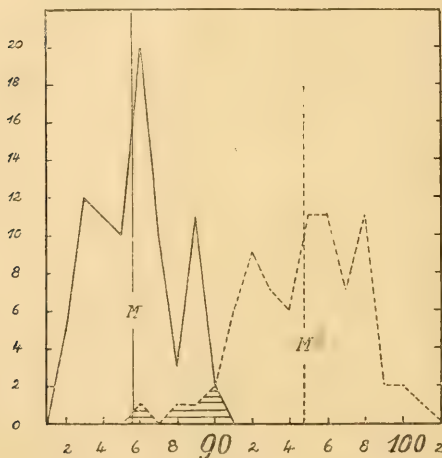


Fig. 25. Index 48. Femurlänge : Fußlänge.

Trotz großer Variation spricht der Index bestimmt für größere Tibiallänge des Feldhasen bei gleicher Fußlänge, d. h.:

Der Alpenhase besitzt bei gleicher Tibiallänge einen längeren Fuß.

$$\text{Index 50} \quad \frac{\text{Tarsus- und Metatarsuslänge [42]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$$

Variations-Breite des FH = 61—64 $M^F = 62,58$

Variations-Breite des AH = 58—61 $M^A = 59,30$

Transgressionen 4%. (Fig. 27.)

Bei gleicher Tarsus- und Metatarsuslänge besitzt der Alpenhase einen längeren Fuß.

$$\text{Index 51} \frac{\text{Phalanx III-Länge [43]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$$

Variations-Breite des FH = 36—39 $M^F = 37,53$

Variations-Breite des AH = 39—42 $M^A = 40,81$

Transgressionen $3\frac{1}{2}\%$. (Fig. 28.)

Bei gleicher Fußlänge besitzt der Alpenhase längere Phalangen.

Index 48—51 sind zu einer Bestimmung mit zu verwenden. Fassen wir ebenfalls kurz die Ergebnisse der Hinterextremitätenanalyse zusammen, so stellen wir fest:

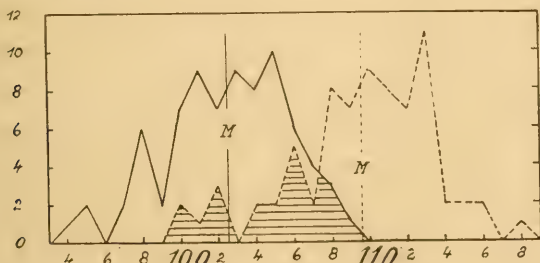


Fig. 26. Index 49. Tibiallänge : Fußlänge.

Zusammenfassung der Hinterextremitätenresultate.

1. Ausgedrückt in Längen des 7. Thoracalwirbels sind Femur, Tibia und Tarsus-Metatarsus bei Feldhase und Alpenhase zirka gleich lang, nur Tibia und Tarsus-Metatarsus zeigen beim Alpenhasen geringe Tendenz zu größerer Länge. Quotient 44, 45, 46.
2. Ausgedrückt in Längen des 7. Thoracalwirbels sind die Hinterfuß-Phalangen des Alpenhasen bedeutend länger. Quotient 47.
3. Bei gleicher Femur-, Tibia- wie Tarsus-Metatarsuslänge besitzt der Alpenhase einen längeren Hinterfuß. Index 48, 49, 50.

4. Die größere Hinterfußlänge des Alpenhasen beruht vor allem auf seinen längeren Phalangen. Index 51, Quotient 47 (und 46).

Zur Ergänzung des Extremitätenbildes seien noch einige weitere Indices angeführt.

$$\text{Index 52} = \frac{\text{Vorderbeinlänge [39]} \times 100}{\text{Hinterbeinlänge [45]}}$$

$$\text{Index 53} = \frac{\text{Basilarlänge [1]} \times 100}{\text{Hinterbeinlänge [45]}}$$

$$\text{Index 54} = \frac{\text{Basilarlänge [1]} \times 100}{\text{Vorderbeinlänge [39]}}$$

$$\text{Index 55} = \frac{\text{Länge des 7. Thoracalwirbel [37]} \times 100}{\text{Basilarlänge [1]}}$$

$$\text{Index 56} = \frac{\text{Femurlänge [40]} \times 100}{\text{Tibiallänge [41]}}$$

$$\text{Index 57} = \frac{\text{Humeruslänge [33]} \times 100}{\text{Radiuslänge [34]}}$$

$$\text{Index 58} = \frac{\text{Humeruslänge [33]} \times 100}{\text{Femurlänge [40]}}$$

$$\text{Index 59} = \frac{\text{Radiuslänge [34]} \times 100}{\text{Tibiallänge [41]}}$$

$$\text{Index 52} = \frac{\text{Vorderbeinlänge [39]} \times 100}{\text{Hinterbeinlänge [45]}}$$

$$\text{Variations-Breite des FH} = 68-72 \quad M^F = 69,69$$

$$\text{Variations-Breite des AH} = 64-68 \quad M^A = 66,43$$

Transgressionen $4\frac{1}{2}\%$. (Fig. 29.)

Daß sich die Arten wirklich in ihrem Extremitätenverhältnis unterscheiden, geht klar aus diesem Index hervor, in dem Sinne, daß der Alpenhase bei gleich großer Vorderextremität längere Hinterextremitäten hat wie der Feldhase.

$$\text{Index 53} = \frac{\text{Basilarlänge [1]} \times 100}{\text{Hinterbeinlänge [45]}}$$

$$\text{Variations-Breite des FH} = 18-21 \quad M^F = 19,85$$

$$\text{Variations-Breite des AH} = 17-20 \quad M^A = 18,56$$

Transgressionen 28%. (Fig. 30.)

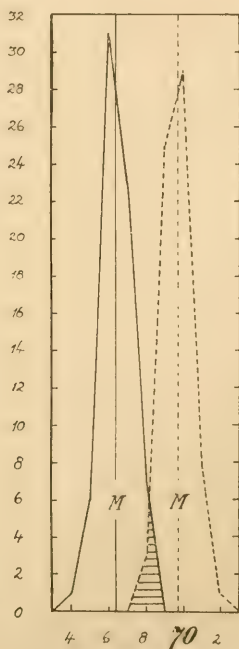
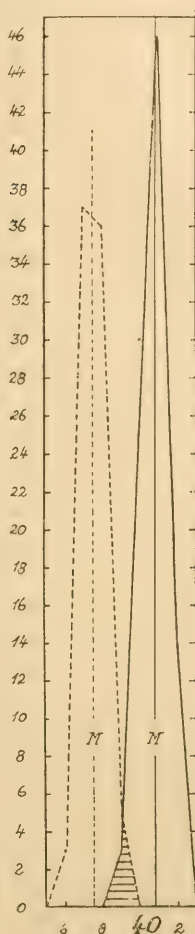
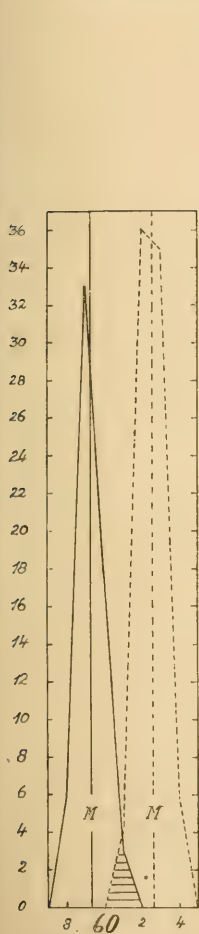
Die größere Hinterbeinlänge des Alpenhasen spiegelt sich auch hier und bestätigt das Frühere.

$$\text{Index 54} = \frac{\text{Basilarlänge [1]} \times 100}{\text{Vorderbeinlänge [39]}}$$

$$\text{Variations-Breite des FH} = 26-30 \quad M^F = 28,57$$

$$\text{Variations-Breite des AH} = 26-30 \quad M^A = 27,89$$

Transgressionen 69%.



Bei gleicher Variationsbreite weist immerhin der Feldhase einen größeren Mittelwert auf, d. h. seine Basilarlänge zeigt bei gleicher Vorderbeinlänge Tendenz nach größeren Zahlen hin, resp. seine Vorderextremität neigt bei gleicher Basilarlänge zu geringerer Länge. Ein systematischer Wert darf aber auf diesen Index nicht gelegt werden.

$$\text{Index 55} \quad \frac{\text{Länge des 7. Thoracalwirbels [37]} \times 100}{\text{Basilarlänge [1]}}$$

$$\text{Variations-Breite des FH} = 11-14 \quad M^F = 12,95$$

$$\text{Variations-Breite des AH} = 12-15 \quad M^A = 13,18$$

$$\text{Transgressionen } 88\%. \quad (\text{Fig. 31.})$$

Zu beachten ist noch, daß die erste Klasse 11 des Feldhasen nur eine, die letzte Klasse 15 des Alpenhasen nur drei Frequenzen aufweist, die beiden Variationsbreiten also fast völlig zusammenfallen, wie die 88% Transgressionen zur Genüge beweisen.

Alpenhase und Feldhase unterscheiden sich nicht in der auf gleiche Basilarlänge bezogenen Länge des 7. Thoracalwirbels.

Dieses negative Resultat sichert das Fundament unserer Extremitätenuntersuchung, indem es den 7. Thoracalwirbel als gutes Vergleichsmaß bestätigt.

$$\text{Index 56} \quad \frac{\text{Femurlänge [40]} \times 100}{\text{Tibiallänge [41]}}$$

$$\text{Variations-Breite des FH} = 83-90 \quad M^F = 86,76$$

$$\text{Variations-Breite des AH} = 80-88 \quad M^A = 83,78$$

$$\text{Transgressionen } 28\%.$$

Bei gleicher Länge der Tibia ist das Femur des Feldhasen größer. Von Quotient 44 her erinnern wir uns jedoch, daß die Femora der beiden Arten nicht oder kaum verschieden sind, was uns hier zu der umgekehrten Formulierung veranlaßt, daß die Tibia bei gleicher Femurlänge beim Alpenhasen länger ist. Eine Tendenz des Alpenhasen zu längerer Tibia kennen wir ja schon aus Quotient 45, der Index kann bei einer Bestimmung mitverwertet werden, ebenso wie

$$\text{Index 57} \quad \frac{\text{Humeruslänge [33]} \times 100}{\text{Radiuslänge [34]}}$$

$$\text{Variations-Breite des FH} = 88-98 \quad M^F = 92,81$$

$$\text{Variations-Breite des AH} = 93-102 \quad M^A = 96,95$$

$$\text{Transgressionen } 35\%. \quad (\text{Fig. 32.})$$

Belehrte uns Quotient 36 über die gleiche Länge der Humeri bei beiden Arten, so müssen wir daraus in Verbindung mit vorliegendem Index schließen:

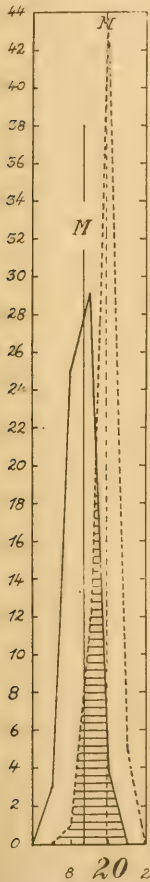


Fig. 30. Index 53.
Basilarlänge : Hinterbeinlänge.

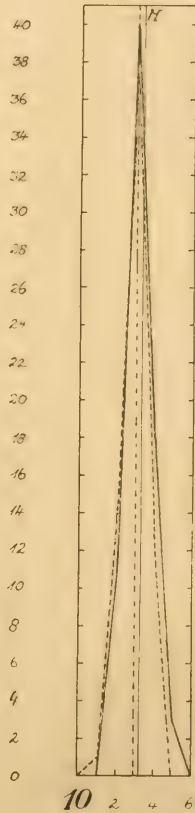


Fig. 31. Index 55. Länge des
7. Thoracalwirbels : Basilarlänge.

Bei gleicher Länge des Humerus ist der Radius des Feldhasen größer als der des Alpenhasen. Ein gleiches Ergebnis wie in Quotient 37 und Index 41.

$$\text{Index 58} \quad \frac{\text{Humeruslänge [33]} \times 100}{\text{Femurlänge [40]}}$$

Variations-Breite des FH = 77—84 $M^F = 80,46$

Variations-Breite des AH = 76—85 $M^A = 80,68$

Transgressionen 91 %.

Im Verhältnis der Femurlänge zur Humeruslänge verhalten sich beide Arten gleich. Dieses Resultat mußte sich herausstellen, nachdem wir weder in Quotient 36 noch 44 eine Art-Differenz im Humerus resp. Femur fanden.

Nun noch eine letzte Extremitätenproportion:

$$\text{Index 59} \quad \frac{\text{Radiuslänge [34]} \times 100}{\text{Tibiallänge [41]}}$$

Variations-Breite des FH = 73—78 $M^F = 75,15$

Variations-Breite des AH = 67—72 $M^A = 69,75$

Keine Transgression. (Fig. 33.)

Auf Grund des vorliegenden Materials dürfen wir schließen:

An Hand der Radiuslänge, ausgedrückt in % der Tibiallänge, lassen sich unsere schweizerischen Alpenhasen von unseren Feldhasen sicher trennen; denn der Radius des Feldhasen ist bei gleicher Tibiallänge durchwegs größer wie der Radius des Alpenhasen. Beim Alpenhasen beträgt der Radius 67 bis 72 % der Tibiallänge, beim Feldhasen 73 bis 78 %.

Zusammenfassung des Verhältnisses von Vorder- zu Hinterextremität.

1. Beim Alpenhasen sind die Hinterbeine sowohl gegenüber den Vorderbeinen wie auch gegenüber der Basilarlänge größer. (Index 52, 53.)
2. Das stärkere Überwiegen der Hinterextremität gegenüber der Vorderextremität beim Alpenhasen beruht:
 - a) Auf der größeren Radiuslänge des Feldhasen. (Index 57 usw.)
 - b) Auf einer (wenig) längeren Tibia des Alpenhasen. (Index 56.)
 - c) Vor allem aber auf dem bedeutend längeren Hinterfuß des Alpenhasen, hervorgerufen durch größere Phalangenlänge. (Früherer Quotient 47 und Index 51.)

3. Der Radius des Feldhasen ist bei gleicher Tibiallänge durchwegs größer als der Radius des Alpenhasen, so daß sich auf Grund der Radiuslänge, ausgedrückt in % der Tibiallänge, die beiden Arten sicher trennen lassen.

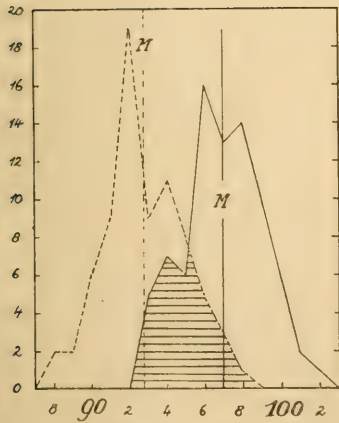


Fig. 32. Index 57.
Humeruslänge : Radiuslänge.

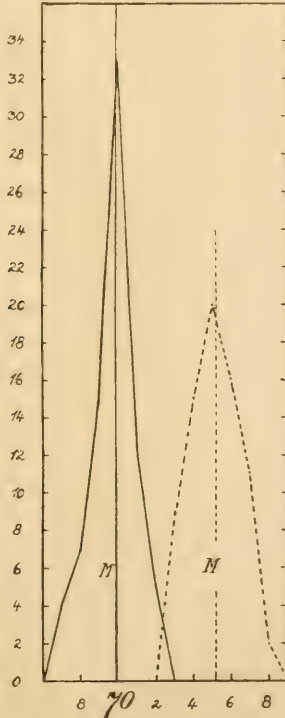


Fig. 33. Index 59.
Radiuslänge : Tibiallänge.

Rangliste der Extremitätenindices.

Zur übersichtlichen Klarheit und praktischen Verwendung des Ganzen stelle ich wie beim Schädel auch hier eine Rangliste der Ex-

tremitätenindices zusammen, angeordnet in absteigender Reihenfolge nach der zunehmenden Prozentzahl ihrer Transgressionen.

Rangliste der Extremitätenindices und Quotienten.

Index (I) oder Quotient (Q)		Variationsbreite	Trans- gressionen %
1. I. 59	$\frac{\text{Radiuslänge [34]} \times 100}{\text{Tibiallänge [41]}}$	FH = 73—78 AH = 67—72	0 %
2. I. 51	$\frac{\text{Phalanx III-Länge [43]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$	FH = 36—39 AH = 39—42	3½ %
3. I. 50	$\frac{\text{Tarsus-} + \text{Metatarsuslänge [42]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$	FH = 61—64 AH = 58—61	4 %
4. I. 52	$\frac{\text{Vorderbeinlänge [39]} \times 100}{\text{Hinterbeinlänge [45]}}$	FH = 68—72 AH = 64—68	4½ %
5. I. 48	$\frac{\text{Femurlänge [40]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$	FH = 86—101 AH = 82—90	6 %
6. Q. 47	Länge der Phalanx III [43] : 7. Thor.-Wirb. [37]	FH = 4,3—5,4 (1 = 5,7) AH = 5,2—6,6	9½ %
7. I. 42	$\frac{\text{Carpus-} + \text{Metacarpuslänge [35]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$	FH = 54—58 AH = 51—57	14 %
8. I. 41	$\frac{\text{Radiuslänge [34]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$	FH = 137—166 AH = 127—153	16½ %
9. I. 43	$\frac{\text{Phalanx III-Länge [36]} \times 100}{\text{Handlänge [38]}}$	FH = 41—46 AH = 43—49	17 %
10. I. 49	$\frac{\text{Tibiallänge [41]} \times 100}{\text{Fußlänge [44]}}$	FH = 100—118 AH = 94—109	28 %
11. I. 53	$\frac{\text{Basilarlänge [1]} \times 100}{\text{Hinterbeinlänge [45]}}$	FH = 18—21 AH = 17—20	28 %
12. I. 36	$\frac{\text{Femurlänge [40]} \times 100}{\text{Tibiallänge [41]}}$	FH = 83—90 AH = 80—88	28 %
13. I. 57	$\frac{\text{Humeruslänge [33]} \times 100}{\text{Radiuslänge [34]}}$	FH = 88—98 AH = 93—102	35 %
14. Q. 39	Phalanx III-Länge [36] : 7. Thoracalwirbel [37]	FH = 2,7—3,6 AH = 2,8—3,8	36 %

Schwanzwirbel.

Da man öfters in der Literatur Angaben über einen kürzeren Schwanz des Schneehasen begegnet, so habe ich die Zahl der Schwanz-

wirbel nachgeprüft und festgestellt, daß es sich in der Tat hierin um ein trennendes Merkmal handelt. Die Ermittlung der richtigen Schwanzwirbelzahl erfordert eine exakte Präparation, denn der letzte Wirbel ist oft nur so groß wie ein Stecknadelkopf und wird deshalb leicht mit der Haut entfernt. In anderen Fällen verwächst er häufig mit dem vorletzten Caudalwirbel. Durch Vergleichung der Wirbelenden ist jedoch leicht zu kontrollieren, ob die Caudalwirbel vollzählig sind oder nicht. Weil es oft nicht leicht ist, die Caudalwirbel von den Sacralwirbeln zu trennen, habe ich die Kreuzwirbel hinzugezählt, wodurch jede Unsicherheit ausgeschlossen ist. Darnach beziffert sich die

Zahl der Kreuz-Schwanzwirbel

beim Feldhasen auf 18—19, nur ein Fall mit 20

beim Alpenhasen auf 16—17, mit drei Fällen von 18.

Es ist also mit ziemlicher Sicherheit die Art auf Grund der Zahl der Sacral-Caudalwirbel zu bestimmen.

Schlußzusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse unserer Untersuchungen seien nochmals knapp hervorgehoben.

Schädel.

Die Unterschiede zwischen Feld- und Alpenhasenschädel können unter zwei Gesichtspunkten subsumiert werden.

I. Unterschied in den Breitendimensionen.

1. Der Alpenhase besitzt bei gleicher Basilar- und Scheitellänge eine größere Schädelbreite, ebenso bei gleicher Basilarlänge und vorderer Jochbogenbreite eine größere hintere Jochbogenbreite — in Summa größere Breitendimension der Schädelkapsel.
2. Die Breitendifferenz ist schon in der Jugend vorhanden, wenn nicht noch stärker ausgeprägt.

II. Unterschied im Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel.

3. Der Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel ist beim Feldhasen größer als beim Alpenhasen.

4. Die Differenz zwischen beiden Arten im Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel ist in der Jugend viel weniger ausgeprägt.
5. Der beim Feldhasen im Laufe der individuellen Entwicklung gegenüber dem Alpenhasen größer werdende Anteil des Gesichtsschädels am Gesamtschädel wird hervorgerufen hauptsächlich durch ein schwächeres Wachstum der Basilarlänge des Feldhasen gegenüber der Basilarlänge des Alpenhasen.

Interparietalia.

6. Die paarig angelegten Interparietalia des Feld- und Alpenhasen verschmelzen mit den Parietalia und liegen nicht an völlig homologer Stelle mit dem Interparietale des Hauskaninchens.

Unterkiefer.

7. Der Unterkiefer des Feldhasen ist länger und schmaler.
8. Der Winkel zwischen dem aufsteigenden und horizontalen Ast ist beim Feldhasen stumpfer.
9. Die symmetrisch ergänzte Incisura semilunaris posterior ist beim Alpenhasen mehr linsen- oder eiförmig, während sie beim Feldhasen mehr einem herzförmigen Blatte gleicht.

Zähne.

10. Die Arten lassen sich bestimmen nach dem Querschnitt der oberen Incisiven: Beim Feldhasen bildet er ein Rechteck, beim Alpenhasen ein Quadrat.
11. Die unteren Incisiven des Alpenhasen sind dementsprechend schmaler.
12. Ein Unterschied in den übrigen Zähnen besteht nicht, ebensowenig darf das Fehlen resp. Vorhandensein von Zement in der Längsrinne der oberen Incisiven zur Unterscheidung von Feld- und Alpenhasen dienen; wenn er auch beim Alpenhasen oft vorkommt, beim Feldhasen meist fehlt.

Scapula.

13. Ein Unterschied in der Scapula besteht nicht.
(Über Clavicula vide S. 84.)

Becken.

14. Ebensowenig weist das Becken trennende Charaktere auf. Geschlechtsdifferenzen sind keine beobachtet.

Extremitäten.

15. Die größere Handlänge des Alpenhasen beruht nur auf seinen längeren Phalangen.
16. Die größere Fußlänge des Alpenhasen ist vor allem eine Folge seiner bedeutend längeren Phalangen.
17. Die Hinterbeine sind beim Alpenhasen gegenüber den Vorderbeinen länger als beim Feldhasen.
18. Das stärkere Überwiegen der Hinterbeine des Alpenhasen gegenüber den Vorderbeinen ist in der Hauptsache verursacht durch den bedeutend längeren Hinterfuß id est die längeren Phalangen.
19. Der Radius des Feldhasen ist, auf gleiche Tibialänge bezogen, durchwegs größer wie der Radius des Alpenhasen und dieses Merkmal berechtigt zur Bestimmung der Art.

Schwanz- und Kreuzwirbel.

20. Die Zahl der Schwanz- und Kreuzwirbel beträgt:
beim Alpenhasen 16—17 mit ca. 3% = 18,
beim Feldhasen 18—19 ev. 20.
21. Zu einer Bestimmung der Art sind immer mehrere Indices von möglichst verschiedenen Skelettregionen zu kombinieren. Nur auf Grund des oberen Incisivenquerschnittes und der Radiuslänge in % der Tibialänge sind die beiden Arten ohne weiteres zu erkennen.

Dies ist das Bild der osteologischen Charaktere von *Lepus europaeus* Pall. und *Lepus medius varronis* Miller, zu dem wir gelangt sind durch Untersuchungen am vorliegenden Material. Weitere Forschungen an vermehrtem Materiale können es wieder verändern oder ergänzen und verfeinern.

Literaturverzeichnis.

Im folgenden führe ich nur die Autoren an, die in dieser Arbeit direkt erwähnt sind.

1. Van Bemmelen, J. F., Über den Unterschied zwischen Hasen- und Kaninchenschädeln. In: Tijds. Nederl. Dierk. Ver. (2) Deel 11, p. 153—286, 1909.

2. Blasius, J. H., Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa. Braunschweig. 1857.
3. Flower, H. W., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. 3. Ausgabe von H. Gadow, Leipzig. 1888.
4. Giebel, C., Über einige Hasenschädel. Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften in Halle, 12. Band, 1858, S. 310—315.
5. Hescheler, K., Die Tierreste im Keßlerloch bei Thaingen. In: J. Heierli, Das Keßlerloch bei Thaingen, S. 61—154. Neue Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, Bd. XLIII. Zürich. 1907.
6. Hilzheimer, Max, Die Hasenarten Europas. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, S. 382—419, 64. Jahrgang. 1908.
7. Kormos, Theodor, Die Felsnische Pilisszántó. 1916. Sonderabdruck aus den Mitteilungen aus dem Jahrbuche der kgl. ungarischen geologischen Reichsanstalt. Budapest. XXIII. Band, 6. (Schluß-)Heft. 1916.
8. Krause, W., Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Hinsicht. 2. Aufl. Leipzig. 1884.
9. Lang, Arnold, Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1. Hälfte. Jena, 1914.
10. Liebe, K. Th., Verschiedenheiten am Knochengerüst des Feld- und Schneehasen. Der Zoologische Garten. XXI. Jahrg. S. 231—237. 1880. Frankfurt a. M.
11. Lönnberg, E., On hybrid Hares between *Lepus timidus* L. and *Lepus europaeus* Pall. from Southern Sweden. Proc. of the zoolog. Soc. of London. 1905. Vol. I. p. 278—287.
12. Lyon, Marcus Ward, Classification of the Hares and their Allies. Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol. XLV. p. 321—447. 1903.
13. Major, Forsyth, C. J., On fossil and recent Lagomorpha. Transact. Linn. Soc. London Zool. Vol. VII. (2).
14. Martin, Rudolf, Lehrbuch der Anthropologie. Jena, 1914.
15. Middendorf, A. Th. v., Über die als Bastarde angesprochenen Mittelformen zwischen *Lepus europaeus* Pall. and *L. variabilis* Pall. Bulletin de la classe physico-mathématique de l'académie impériale des sciences de Saint-Petersbourg. Tome IX. p. 209—246. No. 206—208.
16. Miller, Gerrit S., Catalogue of the mammals of Western Europe in the Collection of the British Museum. London, 1912.
17. Nathusius, Hermann v., Über die sogenannten Leporiden. Berlin, 1876.
18. Schäff, Jagdtierkunde. 1907.
19. Studer, Theophil, Die Tierreste aus den pleistocaenen Ablagerungen des Schweizersbildes bei Schaffhausen (aus Nuesch, J., Das Schweizersbild. 2. Aufl. 1902). Neue Denkschrift d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. Bd. 35.
20. Studer, Theophil, Die Knochenreste aus der Höhle zum Kesslerloch bei Thaingen. Neue Denkschrift d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. Bd. 39.
21. Zietzschmann, O., Unterscheidungsmerkmale des Schädels von Hase und Kaninchen. Sonderabdruck d. Zeitschr. f. Fleisch- und Milchhygiene. XXV. Jahrg. 1914. Heft 5.

Genetische Studien an Gerste.

I. Zur Frage der Brüchigkeit der Gerste.

Von Elisabeth Schiemann, Potsdam.

(Mit 23 Tabellen.)

(Eingegangen 26. September 1920.)

Im Jahre 1915 veröffentlichte G. v. Ubisch unter dem Titel „Analyse eines Falles von Bastardatavismus und Faktorenkoppelung bei Gerste“¹⁾ Untersuchungen über die Brüchigkeit der Gerste. Es ist bekannt, daß die primitiven Formen unserer Getreidearten, wie das Einkorn und der Emmer und die Wildformen, die man als die Stammformen unserer kultivierten Getreide ansieht, eine brüchige Ährenspindel haben, d. h. es trennen sich nicht die einzelnen Körner an ihrer Basis von der Ährenachse, die dann als Ganzes stehen bleibt, sondern die Körner haften fest an ihrer Ährchenachse, dem Spindelglied, und bei der Reife zerfällt die Ähre in diese einzelnen Ährchen, die sie aufbauen; man bezeichnet sie als Veesen. Bei Kreuzung von Wildgerste mit Kulturgerste erwies sich die Brüchigkeit der Wildform als dominant, und in F_2 war eine Aufspaltung in brüchige und nichtbrüchige im Verhältnis 3 : 1 auszuzählen, d. h. die Kulturgersten sind von der Wildgerste durch einen Faktor unterschieden. Daneben hat es aber schon früher überrascht, daß gelegentlich bei der Kreuzung zweier Kulturgersten mit zäher Spindel der Bastard brüchig war in einem Grade, der demjenigen der Wildgerste mehr oder weniger nahe kam und in F_2 wieder brüchige in der Überzahl auftraten. Während man diese Erscheinung früher als Atavismus auffaßte — wie insbesondere Liebscher in seinen 1889 veröffentlichten Kreuzungsergebnissen²⁾

¹⁾ Ds. Ztschr. 14, 1915, S. 226—237.

²⁾ Liebscher, G., 1889. Die Erscheinungen der Vererbung bei einem Kreuzungsprodukt zweier Varietäten von *Hordeum sativum*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 23, S. 215.

ausführt — konnte G. v. Ubisch zeigen, daß dieser „Atavismus“ auf Bastardierung zurückzuführen ist. Nach ihren Untersuchungen beruht die Brüchigkeit der Wildgerste, *Hordeum spontaneum*, auf zwei Faktoren, B und R, die beide, wenn auch nur heterozygot, vertreten sein müssen, damit Brüchigkeit zustande kommt. Ein Unterschied in der Wirkung der beiden Faktoren konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Im Laufe der Phylogenie müssen nun die Gersten teils den einen, teils den anderen Faktor verloren haben, so daß ihre Formeln nunmehr entweder BBrr oder bbRR heißen; phänotypisch sind sie nichtbrüchig. Kreuzt man zwei solche Gersten miteinander, so muß $F_1 = BbRr$ Brüchig sein und in F_2 bekommt man das Verhältnis 9 br. : 7 nbr., nach der bekannten Gruppierung der Phänotypen bei einer auf zwei sich ergänzenden Faktoren beruhenden Eigenschaft. In F_3 sind die Brüchigen entweder konstant oder sie spalten auf, teils nach 9 : 7, teils nach 3 : 1; die nichtbrüchigen sind alle konstant, z. T. mit Faktor R, z. T. mit B, z. T. ($1/16$) ohne R und B. Bei Kreuzung mit *Hordeum spontaneum* müssen diese zähspindeligen Kulturgersten im Verhältnis 3 : 1 aufspalten, da sie sich von ihm nur durch einen Faktor unterscheiden.

Diese Tatsachen hat G. v. Ubisch durch ein großes Zahlenmaterial sichergestellt, das eine spätere Arbeit¹⁾ über die bis F_4 fortgesetzte Analyse bringt. Die untersuchten Gersten, bei denen über Brüchigkeit berichtet wird, gehören den verschiedensten Typen an; es sind teils einheimische Braugersten, teils ausländische Kapuzen- und Grannengersten, sowohl zwei- als mehrzeilige. Nach den letztangestellten Formeln²⁾, die einige Änderungen gegen die erste Liste enthalten, besitzen unter Gersten, die sich in der Sammlung des Instituts für Vererbungsforschung in Potsdam befinden, den Faktor B, sind also BBrr

die 6zeiligen japanischen Gersten . .	H34 und H37
die 6zeiligen Kapuzengersten	H15 (?), H20
die samarischen Gersten	H10 (2zeil.), H11 (4zeil.)
eine 4zeilige Mandschureigerste . . .	H3
eine nackte nordafrikanische Grannen- gerste	H41 ³⁾

¹⁾ Ds. Ztschr. 20, 1919 S. 69 pp.

²⁾ a. a. O. S. 117.

³⁾ Bei v. Ubisch ist diese als H40 bezeichnet, während H40 in unserer Instituts-sammlung die Nummer von *Hordeum spontaneum* ist und so auch in der vorliegenden Arbeit von mir verwendet wird.

den Faktor R, sind also bbRR

- die Chevallier-Braugerster H4, H6
- die 4zeilige norwegische Gerste . . . H9 (Amble)
- die 4zeilige schwarze algerische Gerste H13
- die 2zeiligen Kapuzengerster H23 (?), H27 und H29

Nach diesen Erbformeln muß sich das Verhalten bei Kreuzung leicht vorausbestimmen lassen. Ich habe seit 1914 mit denselben und anderen Gersten der Institutssammlung Kreuzungen ausgeführt und als Analysator vor allem die Wildgerste H40 benutzt.

Die im Laufe der Arbeit außerdem noch genannten Sorten sind folgende:

- H 1 6zeilige Nacktgerste
- H32 6zeilige japanische Gerste (*Sekitori*, ähnlich H34)
- H62 Fruwirths frühe Goldthorpe, 2zeilige *erectum*-Gerste
- H66 Bethgès Nr. 12, 2zeilige *nutans*-Gerste
- H70 Fuchsverbesserte Pfälzer, 2zeilige *nutans*-Gerste
- H76 Schliephackes 2zeilige Wintergerste
- H77 Friedrichswerther 4zeilige Wintergerste.

Dabei hat sich nun gezeigt, daß in fast allen Fällen die Formel versagte, die Kreuzung ganz andere Verhältniszahlen lieferte. Aus meinen Versuchen, deren erste F₂-Generationen vom Jahre 1916 stammen, kann ich zu den von v. Ubisch gewonnenen Aufspaltungen nach 3:1 nur einen hinzufügen — nämlich die Kreuzung *Hordeum spontaneum* × 6zeilige Kapuzengerste, H40 × H15. Alle meine anderen Kreuzungen, die zum größten Teil 1916 und 1917 in F₂ gezogen sind, haben dagegen andere Zahlenverhältnisse gegeben. Ich habe auf Grund der ersten Ergebnisse in einem zusammenfassenden Vortrag über Bastardierungen bei Gerste in der Gesellschaft Naturforschender Freunde 1917 in Berlin¹⁾ auf diese Abweichungen unter Angabe der ersten, damals in F₂ vorliegenden Zahlen hingewiesen und betont, daß ihnen noch andere genetische Ursachen zugrunde liegen müßten, da sie sich der obigen Formel nicht fügten. In meine Zahlen in den Sitzungsberichten der Ges. Nat. Frd. hat sich (auf S. 395) ein Druckfehler — nichtbrüchig statt Brüchig — eingeschlichen. Daraufhin hat G. v. Ubisch die Schlußfolgerungen, die ich aus den Zahlen gezogen habe, angefochten und die sehr beträchtlichen Abweichungen von dem nach der Theorie zu erwartenden Verhältnis 3:1 bzw. 9:7 durch Modifikationen in-

¹⁾ Sitz.ber. Ges. naturforsch. Freunde 1917, S. 395—403.

folge von Witterung und in physiologischer Korrelation mit der Dichte der Ähre, sowie durch Unsicherheit in der Unterscheidung der brüchigen und nichtbrüchigen Ähren erklären wollen¹⁾. — Ich habe demgegenüber in einer kurzen Notiz²⁾ den Druckfehler unter Veröffentlichung einiger Zahlenangaben aus meinen Versuchsprotokollen berichtigt, an einer genetischen Grundlage festgehalten, dieser weiter nachgeforscht, und kann heute mit Sicherheit den Nachweis bringen, daß es sich in der Tat um eine genetisch bedingte Erscheinung handelt. Die F₃- und F₄-Kulturen 1917 und 1918, aus denen ich die Klärung bereits zu gewinnen dachte, haben in Potsdam jedoch derart unter der Fritfliege gelitten, daß sie zum größten Teil wegen zu geringer Zahl (bis 50—80% Ausfall) nicht zu brauchen waren und keine sichere Antwort lieferten³⁾. Da ich durch äußere Umstände seit dem Sommer 1919 nicht mehr in der Lage gewesen bin, durch weitere Kreuzungen die Analyse auszubauen und experimentell an der Kreuzung weiterzuarbeiten, so habe ich mich darauf beschränken müssen, den Rest der F₁- und F₂-Samen von 1916 auszusäen und durch größere Zahl das vorhandene Zahlenmaterial sicherer zu gestalten. Aus dem gleichen Grunde bringe ich, obgleich noch manches ungeklärt ist und der Plan für die Weiterarbeit gewissermaßen offen daliegt, meine Beobachtungen zur Veröffentlichung, nachdem, was mir das Wesentlichste ist, das Resultat soweit gefördert ist, daß die genotypische Grundlage einer verschiedenartigen Vererbungsweise der Brüchigkeit der Ähren mit Sicherheit nachgewiesen ist und wenigstens in einigen Fällen auch im besonderen analysiert werden konnte.

Damit kehre ich zur Sache zurück.

Zunächst mußte auffallen, daß das Verhältnis brüchig zu nicht-brüchig (br:nbr) bald positiv, bald negativ war; d. h. bald waren die brüchigen, bald die nichtbrüchigen im Überschuß; dabei handelt es sich aber nicht um einen Wechsel der Dominanz; F₁, das beide Faktoren nur einmal (BbRr) enthält, ist in allen Fällen brüchig, wenn auch dem Grade nach sehr verschieden, was übrigens auch v. Ubisch für die von ihr untersuchten Kreuzungen angibt. Wir haben es also hier mit mehr Faktoren zu tun als den beiden genannten B und R; wenn man das Verhältnis brüchig:nichtbrüchig (br:nbr) vergleichsweise auf 4. 16

¹⁾ a. a. O. 1919 S. 74 pp.

²⁾ Ds. Ztschr. 21, 1919 S. 53.

³⁾ Beispielsweise kamen in F₃ einer beliebig herausgegriffenen Serie von 30 Saatsnummern von 1264 ausgesäten Pflanzen nur 773 (= 66,1%) zur Ährenbildung und Reife. Manche Nummern waren vollständig zerstört.

oder 64 Individuen berechnet, so ergeben sich in erster Annäherung folgende Gruppen von Aufspaltungen:

Tabelle 1.

a) brüchig überwiegt		b) nichtbrüchig überwiegt	
br: nbr 3:1		br: nbr 1:3	
1. H40 (<i>spont.</i>) × H15		11. H41 × H45	
2. × H 6 (v. Ubisch)		12. H 1 × H66	
3. × H37 (v. Ubisch)			
4. H76 × H1			
9:7		7:9	
5. H40 × H41		13. H10 × H13	
6. H 9 × H20 (v. Ubisch)		14. × H23	
7. H11 × H29 (v. Ubisch)		15. × H62	
8. H37 × H 6 (v. Ubisch)		[16. H34 × H27 (v. Ubisch)(?)]	
9. H38 × H 4 (v. Ubisch)		[17. H77 × H41 (?)]	
54:10		10:54	
10. H40 × H 1		18. H41 × H70	
		19. H10 × H70	
13:3		3:13	
[4. H76 × H 1] ¹⁾		[18. H41 × H70]	
		[19. H10 × H70]	
		1:15 oder 1:63	
		20. H41 × H66	

Die dieser Tabelle zugrunde liegende Tabelle 2 gibt die beobachteten Zahlen mit Fehlerangabe.

Für die so verschiedenartigen Zahlenverhältnisse haben wir nun die Erklärung zu suchen. Genauer analysiert sind durch v. Ubisch die Kreuzungen: 2 3 6 7 8 und 9 und durch mich: 1 5 10 13 14 und 15. Die Hauptkreuzungen, mit denen ich gearbeitet habe, sind die drei *spontaneum*-Kreuzungen 1, 5 und 10 und H10 × H13, 2zeilige samarische × 4zeilige ägyptische Gerste, Kreuzung 13.

I. H. 40 × H. 15, *Hordeum spontaneum* × 6zeilige Kapuzengerste, erledigt sich einfach; es folgt der Erklärung von v. Ubisch und spaltet, wie ich bereits erwähnte, i. V. 3:1 auf; die beiden Sorten unterscheiden

¹⁾ Die in Klammer gesetzten Kreuzungen sind noch nicht sichergestellt.

Tabelle 2.

Sorte	F ₂		be- rech- net auf	br : nbr	Exper. Fehler	Theor. Fehler	wahr- scheinl. Ver- hältnis	
	An- zahl	Verhältnis br : nbr						
1. H40 × H15	1135	877 : 258	4	3,09 : 0,91	± 0,09	± 0,06	3 : 1	
2. × H 6	34	25 : 9	4	2,94 : 1,06	± 0,06	± 0,30	3 : 1	(v. U.)
3. × H37	62	49 : 13	4	3,16 : 0,84	± 0,16	± 0,22	3 : 1	(v. U.)
4. H76 × H 1	39	32 : 7	4	3,24 : 0,76	± 0,24	± 0,28	3 : 1	
			16	13,12 : 2,88	± 0,12	± 0,10	13 : 3	
5. H40 × H41	55	31 : 24	16	9,03 : 6,97	± 0,03	± 1,07	9 : 7	
					± 1,03	± 1,07	10 : 6	
6. H 9 × H20	772	428 : 344	16	8,88 : 7,12	± 0,12	± 0,29	9 : 7	(v. U.)
7. H11 × H29	147	83 : 64	16	9,03 : 6,97	± 0,03	± 0,66	9 : 7	(v. U.)
8. H37 × H 6	223	120 : 103	16	8,62 : 7,38	± 0,38	± 0,53	9 : 7	(v. U.)
9. H38 × H 4	78	43 : 35	16	8,84 : 7,16	± 0,16	± 0,86	9 : 7	(v. U.)
10. H40 × H 1	575	487 : 88	64	54,2 : 9,8	± 0,2	± 0,97	54 : 10	
			4	3,50 : 0,50	± 0,5	± 0,07	—	
11. H41 × H45	145	38 : 107	4	1,05 : 2,95	± 0,05	± 0,14	1 : 3	
12. H 1 × H66	62	19 : 43	4	1,23 : 2,77	± 0,23	± 0,22	1 : 3	
13. H10 × H13	633	281 : 352	16	7,12 : 8,88	± 0,12	± 0,31	7 : 9	
14. H10 × H23	202	86 : 116	16	6,80 : 9,20	± 0,20	± 0,56	7 : 9	
15. H10 × H62	62	24 : 38	16	6,20 : 9,80	± 0,80	± 1,01	7 : 9	
17. H77 × H41	52	17 : 35	16	5,23 : 10,77	± 1,77	± 1,10	7 : 9 ?	
18. H41 × H70	67	12 : 55	16	2,87 : 13,13	± 0,13	± 0,76	3 : 13	
			64	11,45 : 52,55	± 1,45	± 2,84	10 : 54	
19. H10 × H70	132	23 : 109	16	2,79 : 13,21	± 0,21	± 0,47	3 : 13	
				11,15 : 53,85	± 1,15	± 2,32	10 : 54	
20. H41 × H66	46	1 : 45 oder 4 : 42	}	?			1 : 63	
							1 : 15	

sich also in 1 Faktor. H. 40 ist BBRR, H. 15 also BBrr oder bbRR.
F₂ gab

$$\text{S. 16, 6—17} \quad 524 \text{ br} : 141 \text{ nbr} = 3,15 : 0,85 \pm 0,15 \pm 0,07$$

$$\text{S. 20, 83} \quad 353 \text{ br} : 117 \text{ nbr} = 3,00 : 1,00$$

$$877 \text{ br} : 258 \text{ nbr} = 3,09 : 0,91 \pm 0,09 \pm 0,06$$

v. U. setzt für die 6zeiligen Kapuzengersten den Faktor B: für die 2zeilige H. 23 den Faktor R. Nach meinen Kreuzungen muß H 23 der Faktor R zugesprochen werden. Da aber die Kreuzung H. 15 × H. 23 nichtbrüchig in F₁ und F₂ ist, müßte auch H. 15 den Faktor R besitzen. Die Form würde sich also von der 6zeiligen H. 20, mit der

v. U. gearbeitet hat, unterscheiden, falls für diese die Formel BBrr sich bestätigte. Ich habe weitere Kreuzungen mit H. 15 nicht gemacht, kenne daher ihr Verhalten andern Gersten gegenüber nicht.

II. H. 40 × H. 41. *H. spont.* × nordafrikanische Nacktgerste, spaltet i. Verh. 31 br. : 24 nbr. = 9,03 : 6,97 ± 0,03 ± 1,07, würde sich also mit dem Verh. 9 : 7 in das Ubische Schema einreihen, unter der Voraussetzung, daß H. 41, die nordafrik. 2zl. Gerste bbrr ist: das ist nun aber nicht der Fall. Denn unter 8 Kreuzungen von H. 41 mit nichtbrüchigen Gersten waren zwar 4 in F₁ und F₂ konstant nichtbrüchig: alle andern (vgl. Tab. 3 u. 2) waren in F₁ Brüchig, und spalteten in

Tabelle 3.

	F ₂ Anzahl	Verhältnis	Auf 416 (64) Individuen berechnet	Experi- mentelle Fehler	Theo- retische Fehler	Wahr- schein- liches Ver- hältnis
5 H. 41 × H. 40	55	31 br : 24 nbr	9,03 : 6,97	± 0,03 ± 1,03	± 1,07 ± 1,04	9 : 7 10 : 6
11 × H. 45	145	38 : 107	1,05 : 2,95	± 0,05	± 0,14	1 : 3
17 × H. 77	52	17 : 35	5,23 : 10,77	± 1,77	± 1,10	7 : 9?
18 × H. 70	67	12 : 55	2,87 : 13,13 11,45 : 52,55	± 0,13 ± 1,45	± 0,76 ± 2,84	3 : 13 10 : 54
20 × H. 66	46	1 : 45 4 : 42				1 : 63? 1 : 15?
× H. 10	589	0 : 589				
× H. 1	244	0 : 244				
× H. 32	100	0 : 100				
× H. 90 F ₁ nbr						

wechselnden Verhältnissen (1 : 3, 7 : 9, 3 : 13 oder 1 : 15). H. 41 muß also einen Faktor für Brüchigkeit besitzen, was mit nicht veröffentlichten Beobachtungen von v. U. übereinstimmt, da sie dieser Gerste in ihrer Faktorentabelle die Formel BBrr gibt. Dann aber müßte sie bei Kreuzung mit H. 40, wie vorhin gezeigt, nach 3 : 1 aufspalten; es sind aber viel zu viel nichtbrüchige Individuen vorhanden, nämlich 1,9 br : 1 nbr; und das gleiche in noch stärkerem Maße zeigen sämtliche Kreuzungen von H. 41 mit anderen nichtbrüchigen Sorten, in denen durchgehends das Verhältnis im Vergleich zu dem erwarteten umgekehrt ist, bis zu einem z. T. sehr starken Überschuß an nichtbrüchigen Indi-

viduen. Ich nehme deshalb an, daß H. 41 einen Hemmungsfaktor besitzt, der *H. spontaneum* fehlt und den ich X nenne. Dieser wirkt aber nur homozygot: F_1 mit H. 40 von der Formel $BbRrXx$ ist brüchig; sie hat die volle Brüchigkeit der Wildgerste, so daß die Ähren am Halm spontan bis zum Grunde zerfallen.

Das durch Zusammenwirken der 2 Brüchigkeitsfaktoren BBRR \times BBrr in F_2 auftretende Verhältnis 3 : 1 oder 12 br : 4 nbr wird durch den Hemmungsfaktor X in 9 : 7 bzw. 10 : 6 umgewandelt nach folgendem Schema:

Tabelle 4.

12 br	4 nbr
$= 3 \cdot (1 XX + 2 Xx + 1 xx)$	$1 \cdot (1 XX + 2 Xx + 1 xx)$
$= 3$ brüchig gehemmt $= 3$ nbr	1 nbr mit Hemmungsfaktor homozygot
$= 6$ brüchig ungehemmt $= 6$ br	2 " " " heterozygot
$= 3$ " " $= 3$ br	1 " ohne "
$= 9$ br :	7 nbr

Durch die Kreuzung (20.) H. 41 \times H. 66 bin ich, wie später gezeigt werden soll¹⁾, genötigt anzunehmen, daß der Hemmungsfaktor, auch wenn er homozygot auftritt, dann wirkungslos ist, wenn die beiden Brüchigkeitsfaktoren B und R homozygot vorhanden sind, so daß also die Kombination BBRRXX, die 1 mal unter 16 auftritt, trotz XX konstant nichtbrüchig ist. Wahrscheinlich, worauf ich gleich eingehen werde, ist die Wirkung des Hemmungsfaktors doch spürbar, die Kombination mit XX ist nur schwach brüchig. Damit wandelt sich das Verh. 9 : 7 in 10 : 6 um $= 1,67 : 1$. Für F_2 ist die Übereinstimmung dadurch schlechter, die Abweichung jedoch noch innerhalb der Fehlergrenzen; für F_3 dagegen besser. Die Zahlen sind aber zu klein (Ausfall durch Fritfliege) — die Kreuzung müßte daraufhin wiederholt werden; sie spaltete im Versuch in folgender Weise auf (Tab. 5):

16 nichtbrüchige F_2 -Pflanzen wurden 1917 in F_3 weitergezogen und gaben in summa 459 [jeweils 10—66] nichtbrüchige F_3 Pflanzen; von diesen sind 12 Familien 1918 gezogen, die nichtbrüchig waren, mit einer Ausnahme in S. 18, 753. Eine weitere Abweichung zeigt Familie S. 20, 88 mit dem Verh. 24 : 29, also einen starken Überschuß an nichtbrüchigen Individuen. Die Zahlen, bei 2zeiligem Material überhaupt nur gering, sind wiederum durch die Fritfliege stark beeinträchtigt, doch

¹⁾ Vergl. S. 142.

Tabelle 5.

Saat Nr.	Eltern- pflanzen	Generation	Anzahl	br : nbr	Berechnet auf 4 Individuen	Exper. Fehler	Theoretische Fehler	Berechnet auf 16 Individuen	Exper. Fehler	Theoretische Fehler	Wahr- scheinliches Verhältnis
S. 15, 18	br × nbr	F ₁	2	2 : 0							
16, 18—19	br	F ₂	55	31 : 24				9,03 : 6,97 + 0,03 + 1,07	[9 : 7]		
											± 0,97 ± 1,04 10 : 6
17, 211	"	F ₃	26	17 : 9				10,46 : 5,64	± 0,46 ± 2,31		10 : 6
17, 212	"	F ₃	41	29 : 12	2,83 : 1,17 + 0,17 + 0,27			11,30 : 4,70 + 1,30 + 1,21			10 : 6 (siehe Tab. 8)
20, 86	"	F ₃	80	62 : 18	3,10 : 0,90	± 0,10	± 0,19				3 : 1
20, 203	"	F ₃	4	3 : 1							3 : 1
20, 88 u. 205	schwach br	F ₃	53	24 : 29	!						
20, 89	br	F ₃	37	29 : 8	3,13 : 0,87	± 0,13	± 0,29				3 : 1
17, 241	"	F ₃	15	10 : 5				10,65 : 5,35	± 0,65 ± 0,40		10 : 6
17, 213	"	F ₃	10	9 : 1							
17, 239	"	F ₃	22	15 : 7	2,73 : 1,27 + 0,27 + 0,37			10,90 : 5,10 + 0,90 + 1,65			3 : 1(?)
17, 214	"	F ₃	16	11 : 5	2,75 : 1,25 + 0,25 + 0,45			11,0 : 5,0 + 1,00 + 1,93			3 : 1(?)
17, 219	"	F ₃	54	23 : 11	2,71 : 1,29 + 0,29 + 0,30			10,82 : 5,18 + 0,82 ± 1,05			3 : 1(?)
20, 90	"	F ₃	20	21 : 8	2,89 : 1,11	± 0,11	± 0,32				3 : 1
17, 220	"	F ₃	32	16 : 16				8,0 : 8,0	± 2,0	± 1,87	10 : 6(?)
17, 215	"	F ₃	10	5 : 5	?						
17, 242	"	F ₃	15	9 : 6				9,61 : 6,39	± 0,39 + 0,40		10 : 6
17, 218	"	F ₃	50	40 : 10	?						3 : 1

Tabelle 6.

Stamm Nr.	Fruchtbarkeit	F ₂		F ₄			F ₃ Spaltung
		Saat Nr.	Anzahl br : nbr	Saat Nr.	Anzahl von F ₄ Familien	Spaltungsverhältnisse	
					br spal- tend	nbr	
179	br	17, 216	19 : 19 : 0	18, 733—736	3	1(?)	Rest durch Fritfl. zerstört
182	"	17, 217	31 : 31 : 0	18, 737—741	2		
	"	20, 201	12 : 12 : 0				
185	"	17, 221	33 : 33 : 0				siehe Tab. 8
150	"	17, 212	41 : 29 : 12	18, 748—759	4	4 1	
172	"	17, 214	16	18, 760—764	4	3	
184	"	17, 218	50 : 40 : 10	18, 944—948	1	4	0 : 46 ; 0 : 17 : 0 : 25 : 0 : 12

lassen sie über die Art der Spaltung keinen Zweifel; wir wollen versuchen, sie uns zu erklären. In F_3 bekommen wir folgende theoretische Aufspaltung:

Tabelle 7.

$$H. 40 \times H. 41 = BBRR_{xx} \times BBRrXX.$$

alle BB	F_2	F_3
BBRRXX (a)	br ungehemmt = 1 br	1 konstant br
2 RrXX (b)	„ gehemmt = 2 nbr	2 $\begin{cases} RR \\ Rr \text{ spaltend in } 1 \text{ br} : 3 \text{ nbr} = \\ rr \end{cases}$ (1 br : 2 nbr tb : 1 nbr)
rrXX (c)	nbr „ = 1 „	1 konstant nbr
2 BBRRXx (d)	br ungehemmt = 2 br	2 $\begin{cases} XX \\ Xx \text{ spaltend in } 3 \text{ br} : 1 \text{ nbr} \\ xx \end{cases}$
4 RrXx (e)	„ „ = 4 „	4 $\begin{cases} XX \\ Xx \text{ spaltend wie } F_2 \text{ in } 10 \text{ br} : 6 \text{ nbr} \\ xx \end{cases}$
2 rrXx (f)	nbr „ = 2 nbr	2 $\begin{cases} XX \\ Xx \text{ konstant nbr} \\ xx \end{cases}$
BBRRxx (g)	br ungehemmt = 1 br	1 konstant br
2 Rrxx (h)	„ „ = 2 „	2 $\begin{cases} RR \\ Rr \text{ spaltend in } 3 \text{ br} : 1 \text{ nbr} \\ rr \end{cases}$
rrxx (i)	nbr „ = 1 nbr	1 konstant br
	10 br : 6 nbr	

d. h. von den 10 brüchigen sind

2 konstant brüchig (BBRRXX und BBRRxx),

4 spalten wie F_1 im Verh. 10 : 6 (die 4 doppelt Heterozygoten),
von den 6 nichtbrüchigen sind

4 konstant nichtbrüchig,

2 spalten i. V. 1 br : 3 nbr (nämlich BBRrXX).

Wir sehen hier einerseits einen konstant brüchigen Typus auftreten, der den Hemmungsfaktor homozygot enthält (a), und es ist anzunehmen, daß dieser mit den beiden Brüchigkeitsfaktoren in Konkurrenz tritt und daher die Ähre spontan nur schwach brüchig ist, dagegen sich mechanisch leicht teilen läßt; solche schwach brüchigen sind mithin zu den brüchigen zu stellen.

Andererseits finden wir das unerwartete Resultat, daß die nichtbrüchigen nicht alle konstant sind, wie man bisher angenommen hat, sondern z. T. mit einem Überschuß an nichtbrüchigen aufspalten.

In der Tat sind entgegen den üblichen Voraussetzungen solche spaltende Nichtbrüchige gelegentlich beobachtet, und man hat sie allermeist als Beobachtungsfehler gedeutet. Ich fand sie zumeist in Verbindung mit der Abspaltung von Typen, die ich als nichtbrüchig-teilbar bezeichnet und zu den nichtbrüchigen gezählt habe.

Ich gebe nach dem eben Gesagten diesem nichtbrüchigen Typus die Formel: BBRRXX(b). Dem entsprechen die Beobachtungen, die in dieser und anderen Kreuzungen gemacht sind: nämlich daß gerade die Deszendenz der nichtbrüchig-teilbaren, die naturgemäß schwer gegen schwachbrüchig abzugrenzen sind, die meiste Unsicherheit verursacht: bald war die Nachkommenschaft der Elternpflanze gleich, bald schwachbrüchig, bald nichtbrüchig, so daß ich gerade hier zunächst stets an einen Einordnungsfehler glaubte, wenn die Erwartung nicht erfüllt wurde. Hat aber die nichtbrüchig-teilbare (nbr-tb) Pflanze die Form BBRRXX, so muß sie aufspalten in

- 1 BBRRXX, also schwachbrüchig konstant mit Hemm.,
 2 BBRRXX, „ nbr-tb (und weiterhin spaltend nach 1 : 3),
 1 BBrrXX, „ nbr, wahrscheinlich mit typisch zäher Spindel.

Tabelle 8.

F₂ S. 16, 18/7 = Stammpflanze 150
brüchig

F₃ S. 17, 212
29 br : 12 nbr (= 10 : 6).

F ₃ Pflanzen	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	br	br	br	nbr	br	br	br	br	br
F ₄ in S. 18,	748	749	750	751	752	753	756	757	759
	1 nbr	7 br : 6 nbr	8 br : 7 nbr	40 nbr	7 br	6 br : 18 nbr z. T. vom Typus nbr, + + tb.	4 br	3 br.	alle nbr, + + tb

Ich komme damit auf die Frage über die größere oder geringere Unsicherheit in der Einreihung der Individuen unter die brüchigen, bzw. die nichtbrüchigen, auf deren Konto G. v. Uebisch einen Teil der abweichenden Zahlen meiner Kreuzungen glaubt setzen zu können.

Die Verf. hat bereits 1915 darauf hingewiesen, daß die beiden Faktoren B und R nicht durchaus gleichwertig sind, weil die Kombinationen BBrr und bbRR nichtbrüchig sind; BbRr dagegen, das auch nur 2 mal den dominanten Faktor besitzt, brüchig. Ein Unterschied zwischen den B und R tragenden Individuen konnte indes bisher nicht nachgewiesen werden.

F₂ bildet eine fließende Reihe in bezug auf Brüchigkeit. Es gibt Ähren, die spontan bis zum Grunde der Ähre zerfallen, wie *H. spontaneum*, andere, die im unteren Drittel zäh sind, wieder andere, bei denen nur die Spitzen leicht abfallen, und endlich solche, die man heil ernten und aufbewahren kann¹⁾, die aber bei der Analyse beim geringsten Druck ebenso stark zerfallen, wie andere am Halm: diese Gruppe habe ich als nichtbrüchig-teilbar bezeichnet (es war von ihr schon die Rede). Daneben stehen dann endlich die als nichtbrüchig schlechthin oder nichtbrüchig-zäh bezeichneten Individuen, deren Ährchen auch beim Rückbiegen oder Ziehen an den Grannen in Zusammenhang bleiben. Es verhalten sich auch in dieser Beziehung verschiedene Kreuzungen sehr verschieden. Die Kreuzung H. 10 × H. 13 z. B. spaltet ziemlich rein: die brüchigen zerfallen fast durchgehends spontan am Halm; alle nichtbrüchigen sind außerordentlich zäh; die Analyse ist daher dort sehr einfach; H. 40 × H. 41 und besonders H. 40 × H. 1, von der später die Rede ist, zeigen dagegen eine kontinuierliche Reihe aller eben geschilderten Abstufungen, die, wenn es sich um ein quantitativ meßbares Merkmal handelte, eine typische Modifikationskurve, aber eine genotypisch bedingte, geben würde, so wie Nilsson-Ehle und Tammes sie bei Weizen und Linum gefunden haben²⁾. Ich gebe ohne weiteres zu, daß sie schwer, z. T. nur nach F₃ zu erfassen sind: aber speziell der Typus nbr—tb z. B. ist außerordentlich charakteristisch. Meine Kreuzungen haben in all den Jahren innerhalb des gleichen, nicht sehr ausgedehnten Areals bald auf dieser, bald auf jener Stelle gestanden und sich stets innerhalb der einzelnen Kreuzung gleichartig, von Kreuzung

¹⁾ Ich habe sie bis zu 4 Jahren in Sträußen gehalten, vielfach hin- und hergepackt, ohne daß sie brachen.

²⁾ Daß diese Kurve genotypisch bedingt ist, geht aus F₃ hervor, in der die verschiedenen Typen des Brüchigkeitsgrades herauspalten.

zu Kreuzung dagegen verschiedenartig benommen — es liegt der Erscheinung also das zu Grunde, was Baur als die genotypisch verschiedene Reaktionsweise bezeichnet. Ich kann die verschiedenen Abstufungen der Brüchigkeit, selbstverständlich unter Berücksichtigung einer gewissen Modifikationsbreite daher nicht als Modifikationen, sondern nur als genotypisch bedingt ansprechen. Daß neben der Beobachtungsgabe auch die Erfahrung in der Beurteilung eine Rolle spielt, ist selbstverständlich zuzugeben. So hat sich im Laufe der Zeit gezeigt, daß die Beurteilung der Brüchigkeit wesentlich von dem Reifegrad der Pflanzen abhängt — auch dies allerdings wieder mit einem genotypisch bedingten Einschlag: *Hordeum spontaneum* zerfällt bereits an der Spitze, wenn der untere Teil der Ähre noch grün ist; andere Typen müssen aber völlig ausreifen, ehe es zum Zerfall kommt; dann erst kann man mit Sicherheit sagen, ob man es mit einer wirklich nichtbrüchigen Pflanze zu tun hat. Ich habe daher in den letzten Jahren bei der Ernte die brüchigen Pflanzen gleich entfernt, die als nichtbrüchig notierten, aber noch etwa 2—3 Wochen stehen lassen und dann nochmals kontrolliert. Dabei finden sich immer einige, die nun bei der „Totreife“ sich doch noch als brüchig erweisen¹⁾. So zeigen die Zahlen der Jahre 1919 und 1920 für sich genommen gewöhnlich geringere Fehler als die früheren. Endlich habe ich das Material der alten Kreuzungen zum größten Teil noch liegen gehabt und mit der größeren Erfahrung ausgerüstet, das nunmehr völlig ausgetrocknete Material nochmals durchanalysieren können.

Wenn nun auch Kreuzungen, denen man die gleiche Formel bezüglich der Brüchigkeit zuschreiben muß, Unterschiede im Grade der Brüchigkeit, beispielsweise schon in F_1 aufweisen, so ist das sicherlich auf den Einfluß der andern in der Zygote vorhandenen Faktoren zurückzuführen, der auf die Spindelkonsistenz ausgeübt wird. G. v. U. macht vor allem die Ährendichte dafür verantwortlich: bei der Kreuzung H. 40 \times H. 41, deren abweichende Zahlen 31 : 24 sie auf dadurch bedingte Beurteilungsfehler zurückführte, kann indessen diese Ursache keine Rolle spielen, da beide Formen sehr lockerährig sind²⁾.

¹⁾ Es handelt sich mithin hierbei nicht so sehr um eine Übung in Beurteilung des Brüchigkeitsgrades, als des Zeitpunktes der Ernte, also um eine technische Frage.

²⁾ Ich messe die Dichte etwas abweichend von v. U., nämlich als Länge von 10 Spindelgliedern auf einer Seite der Ähre; v. U. mißt den Raum, den 10 Körner einnehmen. Dadurch kommen 2 Größen herein, die mit der Lockerkeit wenig zu tun haben, nämlich die Korngröße und der Winkel, in dem das Korn von der Achse absteht, was durch meine Methode vermieden wird. Der Unterschied ist gering, kommt aber beim Vergleich der absoluten Zahlen unserer Messungen in Frage, weshalb ich ihn überhaupt nur hier erwähne.

Ich bin deshalb bei der zweiten von mir damals angeführten Kreuzung H. 40 \times H. 1 der Frage nachgegangen und habe H. 40 \times H. 15 hinzugezogen. Beide Kreuzungen sind für eine Beantwortung deswegen günstig, weil sich die P-Pflanzen in der Dichte wesentlich unterscheiden, und in F₂ die oben geschilderte Mannigfaltigkeit geben. H. 40 ist die lockerährigste, mir bekannte reine Linie — H. 15 sowohl wie H. 1 sind sehr dichte mehrzeilige Sorten, die man beide als 6zeilig bezeichnen könnte.

Ich bin nun in der Weise vorgegangen, daß ich die 10-Gliederzahl für die in den Protokollen als stark brüchig (I), brüchig (II), schwach brüchig oder Spitze brüchig (III) und nichtbrüchig (IV) bezeichneten Pflanzen nach Zehn-Gliederlänge in mm gesondert bestimmt habe, und erhalte die Werte der Tabelle 9.

Tabelle 9.

Beziehung zwischen Dichte (gemessen als 10-Gliederlänge in mm) und Brüchigkeit (nach Graden I—IV) von H 40 \times H 15.

10-Gliederlänge in mm	—110—105—100	—95—90	—85—80	—75—70	—65—60	—55—50
1916 I	1	3	7	6	2	1
II	1 2 10	20 47	46 65	42 33	16 5	1
III	1	7 13	19 10	7 8	1 1	1
IV	2 1 3	10 22	23 34	13 12	3 2	
Phänotypus	extrem locker	locker	zieml. locker	dicht	sehrdicht	extrem dicht
I	2	10	14	7	3	1
II	13	67	111	75	21	1
III	1	20	29	15	2	1
IV	6	32	57	25	5	
1920 I			6 17	18 11	3 1	2
II		1	8 15	42 23	6 1	
III			2	4 1		
IV		2	4 5	14 10	6	
H 15			1	4 16	17 21	18 43
H 40	2 5 22	21 4				
Phänotypus	extrem locker	locker	zieml. locker	dicht	sehrdicht	extrem dicht
I			23	29	4	2
II		1	23	66	7	
III			2	5		
IV		2	9	24	6	
H 15			1	20	38	61
H 40	29	25				

Nach dem Aussehen der Ähre sind die Typen wie in Rubrik „Phänotypus“ zusammenzufassen und verteilen sich dann auf die Brüchigkeitsgruppen, wie aus den unteren Reihen zu ersehen ist.

Tab. 10 und 11 stellen das gleiche für H 1 \times H 40 dar; dabei ist für das Jahr 1916 die Dichte nach einer anderen Methode, nämlich als Kornzahl pro 10 cm Ährenlänge bestimmt worden: die Abgrenzung nach Phänotypen gibt natürlich die gleichen Gruppen, so daß die Tabellen ohne weiteres miteinander vergleichbar sind.

Wenn die Brüchigkeit durch Lockerheit befördert, oder besser gesagt, bei Lockerheit leichter manifest wird, so wäre zu erwarten:

1. daß die Gipfel in der Rubrik der stark (+ +)-brüchigen, das sind diejenigen, die am Halm spontan bis zum Grunde zerfallen, nach locker, der Gipfel in der Rubrik der nichtbrüchigen nach dicht hin verschoben wäre.

2. würde man erwarten, daß die Rubrik der schwach brüchigen (d. h. der schwerer zu bestimmenden) besonders durch dichte Formen ausgezeichnet wäre.

Tabelle 10.

Beziehung zwischen Dichte und Brüchigkeit von H. 1 \times H. 40; 1916.

Dichte als Kornzahl pro 10 cm	1916	8-8,5	9	9,5	10	10,5	11	11,5	12	12,5	13	13,5	14	14,5	15	15,5	16	16,5	17
Anzahl von Individuen in F ₂ 1 × 9 1916	I	1		5	5	11	6	7	5	3									
	II	1	2	11	32	54	44	35	20	18	7	5	1	1					
	III		2	4	2	15	10	6	4	3									
	IV			2	4	5	8	3	2	1	2	1							
	H. 1					1		2	3	2	6	13	2	13	15	11	13	3	1
	H. 40	2	12	42	25	10	4	1	1										
	Phäno- typus	extrem locker			locker		zieml. locker		dicht		sehr dicht			extrem dicht					
	I	6			16		13		8										
	II	14			86		79		38		13			1					
	III	6			17		16		7										
Dieselben, in Gruppen zusammengefaßt	IV	2			9		11		3		3								
	H. 1								7		21			59					
	H. 40	56			35		5		1										

Tabelle 11.

Beziehung zwischen Dichte und Brüchigkeit von H. 1 und H. 40; 1920.

Dichte als 10 Gliederlänge in mm	1920	110	105	100	95	90	85	80	75	70	65	60	55
Anzahl Individuen in F ₂ 1920	I					1	4	7	11	2			
	II	2	5	5	12	13	18	10	10	2	1		
	III			1	1	2	3	2	1				
	IV			2	1	5	2	1	2				
	H. 1								1	3	16	28	1
	H. 41	2	5	22	21	4							
	Phäno- typus	extrem locker			locker		zieml. locker		dicht		sehr dicht		
Dieselben, in Gruppen zusammengefaßt	I					1		11		13			
	II		12			27		28		12		1	
	III		1			3		5		1			
	IV		2			6		3		2			
	H. 1							4		45			
	H. 40		29			25							

Beide Erwartungen sind nicht erfüllt. Vielmehr ist in allen 4 Brüchigkeitsgruppen die Verteilung der Individuen nach der 10-Gliederzahl gleichmäßig — eine einfache Modifikationskurve mit dem Gipfel 1916 bei 80 mm, 1920 bei 70—75 mm (Tab. 9). Die Verteilung innerhalb der 4 Gruppen ist gleichmäßig, obwohl die Ähren 1920 durchweg dichter sind. Dieser Jahresunterschied ist besonders lehrreich. Er zeigt nämlich im Gegensatz zu der Voraussetzung von v. Ubisch eine gewisse Unabhängigkeit der Brüchigkeit von den Außenbedingungen, welche es auch immer sein mögen, die die Ährendichte in starker Weise beeinflusst haben¹⁾.

Um die Verteilung in den Gruppen besser vergleichen zu können, habe ich die Anzahl in Prozents ausgedrückt und zwar einmal innerhalb der Brüchigkeitsgruppen nach Prozents der Dichte (Tabelle 12 und 13); zum Vergleich sind die Tabellen in der Richtung des Pfeils

¹⁾ Die Kulturen des Jahres 1916 standen in Potsdam auf jungfräulichem Boden und haben in allen Ausmaßen eine nie wieder erreichte Üppigkeit erlangt; die bessere Ernährung bewirkt also ein Lockerwerden der Ähren, was ja, da es sich um einen Wachstumsvorgang handelt, nicht wunderbar ist, während die Brüchigkeit dadurch nicht beeinflusst wurde.

Tabelle 12.
H. 15 × H. 40.

	extrem locker	locker	zieml. locker	dicht	sehr dicht	extrem dicht	Sa.
1916 I	5,4	27	37,9	18,9	8,1	2,7	100 %
1916 II	4,4	22,5	37,3	25,2	25,2	3,6	100 "
1916 III	1,5	29,4	42,7	22,1	3,0	1,5	100 "
1916 IV	4,8	25,6	45,6	20	4,0		100 "
1920 I			39,6	50	6,9	3,5	100 %
1920 II		1,1	23,7	68	7,2		100 "
1920 III			28,6	71,4			100 "
1920 IV		4,9	21,9	58,6	14,6		100 "
H. 15			0,8	16,7	31,7	50,8	100 %
H. 40	53,7	46,3					100 "

Tabelle 13.
H. 1 × H. 40.

	extrem locker	locker	zieml. locker	leicht	sehr leicht	extrem leicht	Sa.
1916 I	13,8	37,2	32,4	18,6			100 %
1916 II	6,1	37,2	34,2	16,4	6,1		100 "
1916 III	13,0	37,2	34,8	15,2			100 "
1916 IV	7,2	38,1	39,3	10,7	10,7		100 "
H. 1				8,1	24,1	67,8	100 %
H. 41		57,7	36,1	5,2	1,0		100 "
1920 I		4	44	52			100 %
1920 II	15	33,8	35	15	1,2		100 "
1920 III	10	30	50	10			100 "
1920 IV	15,4	46,2	23	15,4			100 "
H. 1				8,2	91,8		100 %
H. 40	53,7	46,3					100 "

Tabelle 12 und 13 geordnet nach % der Dichte, innerhalb der Brüchigkeitsgruppen.

von oben nach unten zu lesen; und zweitens innerhalb der Dichtegruppen nach Prozenten der Brüchigkeitstypen (Tabelle 14 u. 15); die Tabellen sind von links nach rechts zu vergleichen.

Faßt man endlich die lockeren und die dichten zusammen, so erhält man, auf eine nichtbrüchige berechnet, die Werte der Tabelle 16, also nur in einem Falle überwiegen die brüchigen bei den lockeren, wie in den drei von G. v. Ubisch angeführten Beeten. Ich erwähnte schon, daß diese Beete wahrscheinlich auch eine genotypische Erklärung (unter unserer Rubrik 7:9) finden könnten. In allen anderen Fällen sind umgekehrt bei den dichteren die brüchigen im Überschuß vorhanden. Ich schiebe diese Unterschiede auf die starke Modifizierbarkeit der Ährendichte, von der ich soeben gesprochen habe. Aus diesen Tabellen geht wohl mit Sicherheit hervor, daß von einer physiologischen Korrelation zwischen Ährendichte und Brüchigkeit nicht gesprochen werden kann. Es führt also auch dieses negative Resultat wiederum darauf hin, daß die gefundenen Spaltungszahlen genotypisch bedingt sind.

Tabelle 14.

H. 1 × H. 40.

		extrem dicht	locker	zieml. locker	dicht	sehr dicht	extrem dicht
1916	I	9,1	7,8	6,6	5,7	9,7	[33,3]
	II	59,1	51,9	32,6	60,5	67,8	[33,3]
	III	4,5	15,5	13,8	12,3	6,4	[33,3]
	IV	27,3	24,8	27,0	20,5	16,1	
Sa.		100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	
1920	I			40,3	23,4	23,5	
	II		33,3	40,3	53,2	41,2	
	III			3,6	4,1		
	IV		36,6	15,8	19,4	35,3	
Sa.		100 %	100 %	100 %	100 %		
H. 1				0,8	16,7	3,7	50,8
H. 40		53,7	46,3				

Tabelle 15.

H. 1 × H. 40.

		extrem locker	locker	zieml. locker	dicht	sehr dicht	extrem dicht
1916	I	21,4	12,5	10,9	14,3		
	II	50	67,2	66,5	67,8	82,4	
	III	21,4	13,3	13,4	12,5		
	IV	7,2	7,0	9,2	5,4	17,6	
Sa.		100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	
H. 7					8,1	24,1	67,8
H. 40			57,7	36,1	5,2	1,0	
1920	I		2,4	23,4	46,5		
	II	80,0		59,6	42,8	100	
	III	6,67	8,1	10,6	3,57		
	IV	13,3	12,2	6,4	7,13		
Sa.		100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	
H. 1					8,2	91,8	
H. 40		53,7	46,3				

Tabelle 14 und 15 geordnet nach % der Brüchigkeit innerhalb der Dichtegruppen.

Tabelle 16.

	H 15 × H 40		H 1 × H 40	
	1916	1920	1916	1920
locker	2,38	4,27	4,82	3,34
dicht	4,20	3,27	7,33	5,5

br auf 1 nbr

Was endlich die Zahlen von Liebscher anbetrifft, so haben v. Ubisch nur die Zahlen nach einem Referat im Bot. Centralbl. vorgelegen; da die Arbeit nicht leicht zugänglich ist, füge ich den Text bei. Liebscher schreibt¹⁾:

„In der ersten von Rimpau gezogenen Bastardgeneration war die Spindel von der für die Elternformen charakteristischen und bei beiden ungefähr gleichen Brüchigkeit resp. Zähigkeit, die nicht geringer ist

¹⁾ A. a. O., S. 217.

als bei den bekannteren Formen der Saatgerste. 1887¹⁾ fielen mir jedoch einige Ähren, namentlich von der schwarzen, zweizeiligen bespelzten Löffelgerste durch größere Brüchigkeit der Spindel auf. Die Nachzucht einer (!) solchen Ähre brachte in dem Jahre 1888 im ganzen 65 Ähren (!), von denen 54 diese Eigenschaft geerbt hatten. Daneben fanden sich aber auch in der Nachzucht anderer Formen einzelte oder größere Mengen von Ähren, die schon bei ganz geringem Drucke an ein Korn in derselben Weise auseinanderbrechen, wie der Spelz oder wie die in Asien wildwachsende Gerste, *H. spontaneum* Koch. Wie bei diesen sitzen dagegen die Scheinfrüchte ziemlich fest an ihrem Spindelgliede, so daß beim Ausreiben der Ähren nur Veesen, nicht aber einzelne Körner zu erhalten sind. Etwas derartiges findet sich weder bei den Elternpflanzen noch bei einer anderen Kulturform der Gerste und muß wohl als Rückschlag auf eine Stammform mit brüchiger Spindel, als atavistische Erscheinung gedeutet werden.“

Aus diesen Worten geht aber hervor, daß Liebscher²⁾ nicht die Pflanzen, sondern die Ähren gezählt hat; andernfalls könnte er nicht von der 2zeiligen (bespelzten, schwarzen Kapuzen-F₁) Gerste von einer Ähre 65 Nachkommen zählen. Da er bei jeder Ähre einen in seiner Ursache damals völlig unerkannten Atavismus voraussetzte, so war ihm die Tatsache, daß es sich bei ihm nicht um 65 Individuen handelte, unwesentlich. Sein Verhältnis 54 brüchig : 11 nichtbrüchig scheidet damit für unser Problem ganz aus.

III. Das Verhältnis 9 : 7 bzw. 10 : 6 der Kreuzung *H. spontaneum* × H41 erklärt sich somit in anderer Weise als das der Kulturgerstenkreuzungen, mit denen v. Uebisch gearbeitet hat: es tritt zu den beiden Brüchigkeitsfaktoren noch ein Hemmungsfaktor; diese Erklärung liefert uns aber zugleich den Schlüssel für das in meinen anderen Kreuzungen beobachtete umgekehrte Verhältnis 7 br : 9 nbr, das sich somit schnell erledigt. Es wurde in drei Fällen in F₂ gefunden, wo mit einer 2zeiligen samarischen Gerste H10 gekreuzt wurde, und kommt in zahlreichen Fällen in späteren Generationen vor. Mit H10 wurden gekreuzt (s. Tab. 17):

Vergleichen wir die mit H10 ausgeführten Kreuzungen mit denen mit H41 (Tabelle 3), so fällt ohne weiteres auf, daß 1. beide in allen Fällen einen Überschuß an nichtbrüchigen aufweisen; 2. die beiden

¹⁾ D. h. in F₂!

²⁾ Es handelt sich nicht um eine Kreuzung mit *H. spontaneum*, sondern um die Analyse einer von Rimpau 1885 ausgeführten Kreuzung: *H. distichum Steudelii* Kcke. × *H. tetrastichum trifurcatum* Schl.

Tabelle 17.

		Anzahl	F ₂ br : nbr	Experim. Fehler	Theor. Fehler
H 10 × H 13	Verh. 7 : 9	633	281 : 352	7,12 : 8,88	± 0,12
× H 62	7 : 9	62	24 : 38	= 6,20 : 9,80	± 0,8
× H 23	7 : 9	202	86 : 116	= 6,80 : 9,20	± 0,20
× H 70	3 : 13				± 0,56
	oder				
	10 : 54				
× H 41	589 nbr				
× H 11	200 nbr				
× H 32	400 nbr				
× H 42	200 nbr				

gemeinsame Kreuzung mit H 70 als Pollenpflanze genau das gleiche Resultat (3 : 13 oder 10 : 54) gibt, und 3. die Kreuzung beider miteinander eine einheitlich zähspindlige Nachkommenschaft (589 F₂-Individuen) liefert. Ich nehme daher an, daß H 10 dieselbe genetische Konstitution hat, wie H 41, also BBrrXX.

Wie kommt nun das Verhältnis 7 : 9 dieser drei Kreuzungen mit sehr verschiedenen Pollenpflanzen (H 13 ist eine 4zeilige schwarze algerische, H 62 eine Goldthorpe-Braugerste und H 23 eine 2zeilige Kapuzengerste) zustande? Wir berechnen die Kreuzung H 10 × H 13 (Tab. 1 Nr. 13).

H 10 ist BBrr, H 13 ist bbRR. Kreuzung gibt 9 br : 7 nbr; oder auf 64 Individuen berechnet 36 br : 28 nbr. Dazu tritt nun der Hemmungsfaktor X, der durch H 10 eingeführt wird und nur homozygot wirksam ist. Infolgedessen ist F₁ wieder brüchig und in F₂ erhalten wir folgendes:

Tabelle 18.

B und R {		9 br	:	7 nbr
		36 br		28 nbr
X {	$\frac{1}{4} =$	9 XX d. h. br gehemmt = nbr	$\frac{1}{4} =$	7 XX d. h. nbr mit Hemm.faktor hom.
	$\frac{2}{4} =$	18 Xx d. h. br ungehemmt = br	$\frac{2}{4} =$	18 Xx d. h. nbr mit Hemm.faktor het.
	$\frac{1}{4} =$	9 xx d. h. br ungehemmt = br	$\frac{1}{4} =$	7 xx d. h. nbr ohne Hemmungsfaktor
		d. h. 27 br	:	37 nbr auf 64 Individuen

Nehmen wir wiederum an, XX sei gegenüber BBRR wirkungslos, so erhalten wir statt 27 br : 37 nbr — 28 br : 36 nbr = 7 : 9.

Prüfen wir danach die Zahlen Tabelle 17, so sehen wir, die Übereinstimmung ist gut. Für diese Gruppe steht mir die F_3 nur für die Kreuzung $H10 \times H13$ zur Verfügung. Nach der Theorie ist die F_3 folgendermaßen konstituiert (Tabelle 19).

Tabelle 19.
Spaltung in F_3 der Kreuzung $BrX \times bRx$.

	F_2	F_3		
1.	mit XX	1 ungehemmt : 15 gehemmt		
		$RRBBXX = 1$ br konstant		
		$2 RrBBXX = 2$ nbr; \times^1 in 1 br : 3 nbr		
		$rrBBXX = 1$ nbr konstant		
		$RRBbXX = 2$ nbr; \times in 1 br : 3 nbr		
	2	$\left\{ \begin{array}{l} 2 RrBbXX = 4 \text{ nbr; } \times \text{ in 1 br : 15 nbr} \\ rrBbXX = 2 \text{ nbr konstant} \end{array} \right.$		
		RR		
		$2 Rr \left\{ \begin{array}{l} bbXX = 4 \text{ nbr konstant} \\ rr \end{array} \right.$		
			auf 64 Ind.	auf 16 Ind.
2.	2mal mit Xx	= ungehemmt	4 br konstant	1
		$RRBBXx = 4$ br konstant	12 br; \times 3 : 1	3
		$2 RrBBXx = 4$ br; \times in 3 br : 1 nbr	4 br; \times 9 : 7	1
		$rrBBXx = 2$ nbr konstant	8 br; \times 7 : 9	2
		$RRBbXx = 4$ br; \times in 3 br : 1 nbr	<hr/> 28 br	<hr/> 7 br
	2	$\left\{ \begin{array}{l} 2 RrBbXx = 8 \text{ br; } \times \text{ in 7 br : 9 nbr} \\ rrBbXx = 4 \text{ nbr konstant} \end{array} \right.$		
		RR	28 nbr konstant	7
		$Rr \left\{ \begin{array}{l} BbXx = 8 \text{ nbr konstant} \\ rr \end{array} \right.$	4 nbr; \times 1 : 3	1
			4 nbr; \times 1 : 15	1
			<hr/> 36 nbr	<hr/> 9 nbr
3.	mit xx	= ungehemmt		
		$RRBBxx = 1$ br konstant		
		$2 RrBBxx = 2$ br; \times in 3 br : 1 nbr		
		$rrBBxx = 1$ nbr konstant		
		$RRBbxx = 2$ br; \times in 3 br : 1 nbr		
	2	$\left\{ \begin{array}{l} 2 RrBbxx = 4 \text{ br; } \times \text{ in 9 br : 7 nbr} \\ rrBbxx = 2 \text{ nbr konstant} \end{array} \right.$		
		$RRbbxx =$		
		$2 Rrbbxx =$		
		$rrbbxx =$		

Es müssen also sein

1. von den 7 brüchigen: 1 konstant,
- 3 spaltend i. V. 3 : 1,
- 1 spaltend i. V. 9 : 7,
- 2 spaltend i. V. 7 : 9;

¹⁾ \times bedeutet spaltend.

2. von den 9 nichtbrüchigen: 7 konstant,
 1 spaltend i. V. 1 : 3,
 1 spaltend i. V. 1 : 15.

Wir haben hier wiederum den Fall, daß nichtbrüchige Pflanzen bei Selbstbefruchtung Brüchige abspalten.

Das Ergebnis der F_3 , die einerseits ganz besonders stark unter der Fritfliege zu leiden hatte, andererseits wegen des in ihr steckenden Faktors für Wintercharakter z. T. nicht zum Schossen kam, und daher sehr kleine Zahlen aufweist, steht mit diesen Forderungen nicht in Widerspruch, zeigt vielmehr Familien aller Kategorien.

Von nichtbrüchigen F_2 -Familien erhielt ich in F_3 konstant nichtbrüchig 19 Familien mit insgesamt 483 Individuen. 11 Familien von nichtbrüchiger F_2 stammend, spalteten in Zahlen, die sich auf die theo-

Tabelle 20.

Aufspaltung in F_3 von H. 10 \times H. 13.

Saat-Nr. 1917	F_2	F_3		Wahrscheinliches Verhältnis
		Anzahl	br: nbr	
142	nbr.	25	2:23	1:15
146/147	"	50	11:39	1:3
150	"	9	3:6	1:3
154/155	"	41	11:30	1:3
156/157	"	26	19:7	—
169	"	13	6:7	? (1:3)
173	"	31	7:24	1:3
182/183	"	21	7:14	1:3
184	"	29	3:26	1:15
195	"	36	6:30	1:3
196	"	47	3:44	1:15
158	schwach br.	21	6:15	7:9
160/161	"	21	14:27	7:9
166/167	"	32	8:24	1:3 (?)
192	"	27	9:18	7:9
138/139	br.	23	27:6	3:1
148/149	"	10	7:3	3:1 (9:7?)
168	"	16	4:12	1:3 (7:9?)
171	"	34	15:19	7:9
189	"	29	13:16	7:9
201	"	25	13:12	7:9 (9:7?)
205/205	"	47	23:24	7:9 (9:7?)

retisch geforderten Verhältnisse 1 : 3 bzw. 1 : 15 zurückführen lassen. Von den in F_2 brüchigen spalteten alle (Tabelle 20) in wechselnden Verhältnissen, woraus wegen der geringen Zahlen nur zu entnehmen ist, daß bald die brüchigen überwiegen, bald die nichtbrüchigen (vgl. Tab. 20).

Die beiden abweichenden Familien 156/157 und 166/167 vermag ich ohne weitere Analyse nicht zu erklären.

Ich möchte an dieser Stelle noch einige Beobachtungen und Überlegungen einschalten, die noch weiterer Nachprüfung bedürfen:

a) Wahrscheinlich gehört in diese Gruppe auch die Kreuzung (Nr. 17 Tab. 2) $H77 \times H41$ aus einer Kreuzung Wintergerste \times Sommergerste, deren Zahlen durch starke Auswinterung der Herbstsaaten und teilweises Sitzenbleiben der Sommersaaten, wie sie für Kreuzungen von Winter- und Sommerformen charakteristisch sind, nicht zur Entscheidung ausreichen.

b) Vielleicht gehört hierher auch die Kreuzung $H34 \times H27$ von v. Ubisch, wie ich bei Erörterung der Dichtebeziehungen schon erwähnte. Die Kreuzung ist 1915 als Beispiel für die Spaltung nach 9 : 7 genannt: Zahlen für F_2 sind aber in keiner der beiden Arbeiten gegeben, wohl aber für 3 Beete aus F_3 , nämlich (S. 72):

das gibt nach 7:9 berechnet:

0361	34 : 37 =	71	7,67 : 8,33 \pm 0,67 \pm 0,94
0362	78 : 120 =	198	6,30 : 8,70 \pm 0,70 \pm 0,56
0363	91 : 91 =	182	8,01 : 8,00 \pm 1,00 \pm 0,44

Wenn auch die Übereinstimmung viel zu wünschen übrig läßt, so ist doch auf diesem Wege — aus den 3 Beeten allein kann man nicht urteilen — vielleicht die Erklärung finden.

c) Aus der Kreuzung Nr. 14, $H10 \times H23$ geht hervor, daß die beiden Sippen nicht denselben Brüchigkeitsfaktor besitzen; da wir $H10$ die Formel $BBrr$ zuschreiben müssen, so muß $H23$ $bbRR$ sein. Da nun, wie bereits erwähnt, $H23$ (2zeilige Kapuzengerste) \times $H15$ (6zeilige Kapuzengerste) eine nichtbrüchige F_1 und F_2 liefert, so muß $H15$, das sich (siehe S. 114) von *Hordeum spontaneum* nur durch einen Faktor unterscheidet, also bezüglich der Brüchigkeit einfach konstituiert ist, auch $bbRR$ sein und wir hätten das auffallende Ergebnis, daß die beiden 4zeiligen Kapuzengersten $H15$, mit der ich, und $H20$, mit der G. v. Ubisch gearbeitet hat, verschiedene Brüchigkeitsfaktoren be-

sitzen, was einer Prüfung etwa durch Kreuzung zwischen H15, H29 und H20 bedürfte.

IV. Ich komme nun auf die Kreuzung Nr. 10, H40 \times H1 *Hordeum spontaneum* \times 6zeilige Nacktgerste, die in F_2 auf 1 nichtbrüchiges Individuum statt 3 brüchiger etwa je 5 brüchige Individuen lieferte. Fasse ich die gesamte F_2 , die in den Jahren 1916, 1919 und 1920 ausgesät ist, zusammen, so erhalte ich

575 Individuen 487 br:88 nbr = 54,2:9,8 berechnet auf 64 Individuen
d. i. das Verhältnis 54:10 \pm 0,8 \pm 0,97.

Danach unterscheiden sich H40 und H1 durch 3 Faktoren; je 2 Faktoren genügen, wenn auch nur heterozygot, um Brüchigkeit hervorzurufen; nichtbrüchig sind die Kombinationen mit nur einem dominierenden Faktor, auch wenn dieser homozygot auftritt, also die homozygoten Kombinationen bbRRcc, BBrrcc, bbrCC, bbrcc und die heterozygoten bbRcc Bbrcc bbrCc je zweimal auftretend. Von den übrigen 54 Kombinationen enthalten 27 alle drei dominanten Faktoren doppelt oder einfach und je 27 zwei dominante Faktoren doppelt oder einfach, nämlich je 9 B u. R, 9 B u. C und 9 R u. C.

Von den brüchigen sind, wie leicht zu berechnen ist:

10 konstant brüchig und zwar:

1 brüchig konstant trifaktoriell (III)

3 „ „ bifaktoriell (II)

6 „ spaltend in III und II.

44 sind Spalter in brüchig und nichtbrüchig, und zwar spalten in F_3 :

12 im Verhältnis 15:1

8 „ „ 54:10 (die 8 dreifachen Heterozygoten = F_1)

12 „ „ 3:1

12 „ „ 9:7

Von den 10 nichtbrüchigen sind in F_3 :

3 konstant nichtbrüchig mit 1 Faktor B, R oder C = I	} d. h. alle phänotypisch nichtbrüchig
1 „ „ ohne Faktor f. Brüchigkeit = 0	
6 spaltend in Typus I und 0 im Verhältnis 1:2:1	

Diese Zahlen sind in F_3 und F_4 in folgender Weise vertreten (Tabelle 21).

Tabelle 21.

Aufspaltung der F_3 von $H40 \times H1$ 1917, 1918 und 1920.Abkürzungen: br = brüchig, nbr = nichtbrüchig; Phänotypus F_2 : + = brüchig, | = schwachbrüchig, - = nichtbrüchig, ++ = stark brüchig.

Saat Nr. F_2 1916	Phäno- typus F_2	An- zahl F_3	br : nbr	% br	br nbr	Wahr- schein- liches Ver- hältnis	Auf dieses berechnet	Exper. Fehler	Theor. Fehler
A. theoretisch				84,4	5,4	54:10			
1,3	+	30	25:5	83,3	5,0	54:10	53,4:10,6	$\pm 0,6$	$\pm 4,24$
4	+	44	38:6	86,3	6,33	54:10	55,3:8,7	$\pm 1,3$	$\pm 3,50$
22	+	39	32:7	82,0	4,57	54:10	52,5:7,5	$\pm 1,5$	$\pm 3,72$
26	++	106	86:20	81,1	4,3	54:10	51,9:12,1	$\pm 2,1$	$\pm 2,20$
39		83	71:12	85,5	5,92	54:10	54,7:9,3	$\pm 0,7$	$\pm 2,53$
44	+	84	74:10	88,2	7,4	54:10 15:1	56,4:7,6 14,1:1,9	$\pm 2,4$ $\pm 0,9$	$\pm 2,54$ $\pm 0,42$
49	-	136	115:21	84,6	5,48	54:10	54,1:9,9	$\pm 0,1$	$\pm 1,99$
50	++	84	75:9	89,5	8,33	54:10	57,2:6,8	$\pm 3,2$	$\pm 2,54$?
55	+	24	20:4	83,3	5,0	54:10	53,3:10,7	$\pm 0,7$	$\pm 4,75$
57	+	102	89:13	87,2	6,85	54:10	55,8:8,2	$\pm 1,8$	$\pm 2,30$
61	+	69	55:14	79,7	3,93	54:10	51,1:12,9	$\pm 2,9$	$\pm 2,80$?
72	++	48	41:7	85,5	5,86	54:10	54,6:9,4	$\pm 0,6$	$\pm 3,35$
2,1	+	23	19:4	82,7	4,75	54:10	52,9:11,1	$\pm 1,1$	$\pm 4,75$
31	+	48	42:6	87,6	7,0	54:10	56,0:8,0	$\pm 2,0$	$\pm 3,35$
35	+	117	96:21	82,0	4,57	54:10	52,5:11,5	$\pm 1,5$	$\pm 2,15$
55	+	193	161:32	83,7	5,14	54:10	53,4:10,6	$\pm 0,6$	$\pm 1,67$
63	+	10	10:2	83,3	8,0	54:10			
65	+	16	14:2	87,5	7,0	54:10			
69	+	102	85:17	83,3	5,0	54:10	53,3:10,7	$\pm 0,7$	$\pm 2,30$
82	+	167	135:32	80,8	4,22	54:10	51,8:12,2	$\pm 2,2$	$\pm 1,80$
89	+	129	112:17	86,8	6,58	54:10	55,5:8,5	$\pm 1,5$	$\pm 2,04$
94	+	58	52:6	89,7	8,67	54:10 15:1	57,4:6,6 14,3:1,7	$\pm 3,4$ $\pm 0,7$	$\pm 3,25$ $\pm 0,5$ }
105	+	91	75:16	82,4	4,68	54:10	52,7:11,3	$\pm 1,3$	$\pm 2,4$
3,4	+	104	91:13	87,5	7,0	54:10	56,0:8,0	$\pm 2,0$	$\pm 2,28$
23		198	161:37	81,3	4,35	54:10	52,0:12,0	$\pm 2,0$	$\pm 1,65$
37	+	30	26:4	86,7	6,5	54:10	55,4:8,6	$\pm 1,4$	$\pm 4,25$
4,7	+	59	49:10	83,0	4,9	54:10	53,2:10,8	$\pm 0,8$	$\pm 3,12$
12	+	39	33:6	84,7	5,5	54:10	54,2:9,8	$\pm 0,2$	$\pm 3,72$
17	+	23	20:3	87,0	6,67	54:10	55,6:8,4	$\pm 1,6$	$\pm 4,85$
27	+	80	70:10	87,5	7,0	54:10	56,0:8,0	$\pm 2,0$	$\pm 2,60$
43	+	61	51:10	83,6	5,1	54:10	53,5:10,5	$\pm 0,5$	$\pm 2,85$
51	+	34	30:4	88,3	7,5	54:10	56,5:7,5	$\pm 2,5$	$\pm 3,48$
85	+	63	52:11	82,5	4,73	54:10	52,8:11,2	$\pm 1,2$	$\pm 2,93$
90		55	45:10	81,8	4,5	54:10	52,5:11,5	$\pm 1,5$	$\pm 3,13$

Zu Tabelle 21. (Fortsetzung von S. 134.)

Saat Nr. F ₂ 1916	Phäno- typus F ₂	An- zahl F ₃	br: nbr	% br	br nbr	Wahr- schein- lichesVer- hältnis	Auf dieses berechnet	Exper. Fehler	Theor. Fehler
B. theoretisch									
				75	3	3:1			
1,12	+	118	87:31	73,7	2,71	3:1	2,95:1,05	± 0,05	± 0,16
13	+	198	139:59	70,2	2,36	3:1	2,81:1,19	± 0,19	± 0,13
25	++	33	25:8	75,7	3,12	3:1	3,03:0,97	± 0,03	± 0,31
40	+	138	96:42	69,6	2,28	3:1	2,78:1,22	± 0,22	± 0,15
51	+	54	39:15	72,2	2,60	3:1	2,89:1,11	± 0,11	± 0,24
59	+	119	83:36	69,7	2,32	3:1	2,79:1,21	± 0,21	± 0,16
67	+	187	143:44	76,5	3,25	3:1	3,06:0,94	± 0,06	± 0,13
75	++	137	104:33	75,9	3,15	3:1	3,09:0,96	± 0,04	± 0,15
2,5	+	93	74:19	79,6	2,9	3:1	3,18:0,82	± 0,18	± 0,19
9	+	169	133:36	78,7	3,7	3:1	3,15:0,85	± 0,15	± 0,14
16	+	68	46:22	67,7	2,45	3:1	2,71:1,29	± 0,29	± 0,21
26	+	14	11:3	78,7	3,67	3:1	3,14:0,86	± 0,14	± 0,46
29	+	28	20:8	71,5	2,5	3:1	2,86:1,14	± 0,14	± 0,33
33	+	53	37:16	69,8	2,31	3:1	2,79:1,21	± 0,21	± 0,24
39	+	76	56:20	73,7	2,8	3:1	2,95:1,05	± 0,05	± 0,20
46	+	98	74:24	75,5	3,08	3:1	3,02:0,98	± 0,02	± 0,17
53	+	53	41:12	77,4	3,41	3:1	3,09:0,91	± 0,09	± 0,24
104	+ spät	174	133:41	76,5	3,24	3:1	3,05:0,95	± 0,05	± 0,13
107	+	192	154:38	80,3	4,11	3:1	3,20:0,80	± 0,20	± 0,13 ?
113	+	42	29:13	69,1	2,23	3:1	2,76:1,24	± 0,24	± 0,27
117	+	72	52:20	72,2	2,60	3:1	2,89:1,11	± 0,11	± 0,20
120	++	37	27:10	73,0	2,70	3:1	2,92:1,08	± 0,08	± 0,29
126	+	253	189:64	74,7	2,95	3:1	2,99:1,01	± 0,01	± 0,11
129	++	117	91:26	77,7	3,50	3:1	3,11:0,89	± 0,11	± 0,16
3,20	+	226	158:68	70,0	2,31	3:1	2,80:1,20	± 0,20	± 0,12 ?
21	+	31	22:9	71,0	2,45	3:1	2,84:1,16	± 0,16	± 0,31
29	+	33	23:10	69,7	2,3	3:1	2,79:1,21	± 0,21	± 0,30
42	+	38	27:10	73,0	2,7	3:1	2,84:1,16	± 0,16	± 0,29
46	++	89	66:23	74,2	2,87	3:1	3,01:0,99	± 0,01	± 0,18
4,8	+	95	73:22	76,8	3,31	3:1	3,07:0,93	± 0,07	± 0,18
18	+	109	80:29	73,3	2,76	3:1	2,93:1,07	± 0,07	± 0,16
48	+	57	42:15	73,7	2,8	3:1	2,95:1,05	± 0,05	± 0,23
53	+	38	29:9	76,3	3,21	3:1	3,05:0,95	± 0,05	± 0,28
67	+	14	11:3	78,6	3,67	3:1	3,14:0,86	± 0,14	± 0,46
73	+	57	42:15	73,7	2,80	3:1	2,95:1,05	± 0,05	± 0,23
78	+	139	100:39	71,9	2,56	3:1	2,88:1,12	± 0,12	± 0,15
83	+	186	135:51	72,6	2,65	3:1	2,90:1,10	± 0,10	± 0,13

Zu Tabelle 21. (Fortsetzung von S. 135.)

Saat Nr. F ₂ 1916	Phäno- typus F ₂	An- zahl F ₂	br : nbr	% br	br nbr	Wahr- schein- liches Ver- hältnis	Auf dieses berechnet	Exper. Fehler	Theor. Fehler
C. theoretisch				93,8	15,0	15 : 1			
1,93	+	16	15 : 1	93,8	15,0	15 : 1	15,0 : 1,0	± 0,0	
2,79	+	63	59 : 4	93,6	14,7	15 : 1	14,97 : 1,03	± 0,03	± 0,49
94	+	58	52 : 6	89,7	8,67	15 : 1	14,33 : 1,67	± 0,67	± 0,51 ?
100	+	59	55 : 4	93,3	13,7	15 : 1	14,91 : 1,09	± 0,09	± 0,50
125	+	52	49 : 3	94,2	16,6	15 : 1	15,07 : 0,93	± 0,07	± 0,54
3,36	+	103	97 : 6	94,2	16,2	15 : 1	15,06 : 0,94	± 0,06	± 0,39
4,29	+	34	33 : 1	97,0	33,0	15 : 1 ?			
92	+	24	21 : 2	91,3	10,5	15 : 1 ?			
D. theoretisch				56,2	1,26	9 : 7			
			oder	62,5	1,67	10 : 6			
1,63	+	31	17 : 14	54,8	1,21	9 : 7	9,17 : 6,83	± 0,17	± 1,42
2,19	+	52	29 : 23	55,8	1,26	9 : 7	8,92 : 7,08	± 0,08	± 0,10
85	+	39	23 : 16	59,0	1,47	9 : 7	9,44 : 6,56	± 0,44	± 1,27
3,27	+	13	7 : 6	53,8	1,17	9 : 7	8,62 : 7,38	± 0,38	± 2,20
56	+	26	14 : 12	53,8	1,17	9 : 7	8,62 : 7,38	± 0,38	± 1,56
4,65	+	31	18 : 13	58,1	1,38	9 : 7	9,29 : 6,71	± 0,29	± 1,42
1,11	+	55	35 : 20	63,7	1,75	9 : 7 10 : 6	10,18 : 5,82	± 1,18 ± 0,18	± 1,07 ± 1,04
23	+	134	86 : 48	64,2	1,79	9 : 7 10 : 6	10,26 : 5,74	± 1,26 ± 0,26	± 0,69 ± 0,66
56	+spät	111	74 : 37	66,7	2,0	9 : 7 10 : 6	10,66 : 5,34	± 1,66 ± 0,66	± 0,75 ± 0,73
2,17	+	26	17 : 9	65,4	1,89	9 : 7 10 : 6	10,46 : 5,54	± 1,54 ± 0,54	± 1,56 ± 1,52
124	+	36	24 : 12	66,6	2,0	9 : 7 10 : 6	10,66 : 5,34	± 1,66 ± 0,66	± 1,32 ± 1,29
3,9		19	12 : 7	63,2	1,71	9 : 7 10 : 6	10,10 : 5,90	± 1,10 ± 0,10	± 1,82 ± 1,78
18	+	153	103 : 50	67,4	2,16	9 : 7 10 : 6	10,76 : 5,24	± 1,76 ± 0,76	± 0,64 ± 0,63
31	+	33	22 : 11	66,6	2,0	9 : 7 10 : 6	10,66 : 5,34	± 1,66 ± 0,66	± 1,38 ± 1,35
4,54	+	36	23 : 13	64,0	1,77	9 : 7 10 : 6	10,22 : 5,78	± 1,22 ± 0,22	± 1,32 ± 1,29
64	+	53	34 : 19	64,2	1,79	9 : 7 10 : 6	10,27 : 5,73	± 1,27 ± 0,27	± 1,09 ± 1,06

Zu Tabelle 21. (Fortsetzung von S. 136.)

Saat Nr. F ₃ 1916	Phäno- typus F ₂	An- zahl F ₃	br : nbr	% br	br nbr	Wahr- schein- liches Ver- hältnis	Auf dieses berechnet	Exper. Fehler	Theor. Fehler
E. Mit Überschuß an Nichtbrüchigen spalten in F₃ auf:									
a) theoretisch				43,8	0,78	7 : 9			
2,75	+	16	7 : 9	43,8	0,78	7 : 9	7,0 : 9,0	0,0	
4,2	+	42	18 : 24	42,8	0,75	7 : 9	6,86 : 9,14	± 0,14	± 1,50
b) theoretisch				37,5	0,60	6 : 10			
2,13	+	53	21 : 32	39,7	0,65	7 : 9 6 : 10	6,34 : 9,66	{ ± 0,66 ± 0,34	{ ± 1,09 ± 1,06
3,35		155	63 : 92	40,7	0,69	7 : 9 6 : 10	6,50 : 9,50	{ ± 0,50 ± 0,50	{ ± 0,64 ± 0,62
1,5	+	53	17 : 36	32,0	0,47	7 : 9 6 : 10	5,13 : 10,87	{ ± 1,87 ± 0,87	{ ± 1,09 ± 1,06
38	+	110	38 : 72	34,5	0,48	7 : 9 6 : 10	5,52 : 10,48	{ ± 1,48 ± 0,48	{ ± 0,76 ± 0,74
4,61	+	42	13 : 29	31,0	0,45	7 : 9 6 : 10	4,96 : 11,04	{ ± 2,04 ± 1,04	{ ± 1,22 ± 1,19
69	+	25	8 : 17	32,0	0,47	7 : 9 6 : 10	5,12 : 10,88	{ ± 1,88 ± 0,88	{ ± 1,59 ± 1,55
71		77	26 : 51	33,8	0,51	7 : 9 6 : 10 3 : 13	4,16 : 11,84	{ ± 2,84 ± 1,84 ± 1,16	{ ± 0,90 ± 0,88 ± 0,81
c) theoretisch				18,6	0,23	3 : 13			
1,8	+ od.	27	8 : 19	29,6	0,42	3 : 13	4,74 : 11,26	± 1,74	± 1,20
4,38	+	55	10 : 45	18,2	0,22	3 : 13	2,91 : 13,09	± 0,09	± 0,84
d) theoretisch				15,6	0,19	10 : 54			
1,60	— od.	36	6 : 30	16,7	0,20	{ 3 : 13 10 : 54	{ 2,67 : 13,33 10,67 : 53,33	{ ± 0,33 ± 0,67	{ ± 1,04 ± 3,87
2,124	+	20	3 : 17	17,6	0,17	{ 3 : 13 10 : 54	{ 2,40 : 13,60 9,60 : 54,40	{ ± 0,60 ± 0,40	{ ± 1,39 ± 5,20
4,91		52	8 : 44	15,4	0,15	{ 3 : 13 10 : 54	{ 2,46 : 13,54 9,85 : 54,15	{ ± 0,54 ± 0,15	{ ± 0,75 ± 3,22
2,111	+ od.	17	2 : 15	11,7	0,13	?			
F. F₃ als nbr notiert, F₃ spaltend.									
1,49	—	136	115 : 21	84,6	5,48	54 : 10	54,10 : 9,90	± 0,10	± 1,99
2,68	—	32	27 : 5	84,4	5,40	54 : 10	54,0 : 10,0	± 0,0	
4,14	spät. +	35	28 : 7	80,0	4,00	{ 54 : 10 3 : 1			

Zu Tabelle 21. (Fortsetzung von S. 137.)

Saat Nr. F ₂ 1916	Phäno- typus F ₂	An- zahl F ₃	br : nbr	% br	br nbr	Wahr- schein- liches Ver- hältnis	Auf dieses berechnet	Exper. Fehler	Theor. Fehler
4,31	—	43	24 : 19	55,8	1,26	9 : 7	8,94 : 7,06	± 0,06	± 1,21
2,67	— oben	8	7 : 1	87,5					
2,6	— oben	20	19 : 1	95,0		15 : 1			
4,6	— spät. +	12	9 : 3	75,0		3 : 1			
1,65	—	38	14 : 24	35,9	0,58	{ 7 : 9 6 : 10 }	5,89 : 10,11	± 1,11 ± 0,11	± 1,29 ± 1,25
4,22	— oben schw. tb.	25	5 : 20	20,0	0,25	3 : 13			
1,60	— (ob.)	36	6 : 30	16,7	0,20	{ 3 : 13 10 : 54 }	2,67 : 13,33 10,59 : 53,41	± 0,33 ± 0,59	± 1,04 ± 3,87

G. F₂ als + od. | notiert, F₃ nbr.

2,32	+ (oben)	208	0 : 208						
2,40	+	44	0 : 44						
3,3		211	0 : 211						
3,44	(tb.)	18	0 : 18 (tb.)						
4,1		15	0 : 15						
4,24	(oben)	98	0 : 98						

H. F₂ als — notiert, F₃ br.

2,18	— (ob. tb.)	18	18 : 0						
4,16	— (spät. +)	105	105 : 0						

Aus Tabelle 21, A—D ersehen wir folgende Verteilung:

1. F₃ brüchig konstant 70 Familien mit im ganzen 5081 Individuen
F₄ " " 37 " " " 329 "

Summa: 110 Familien mit im ganzen 5410 Individuen

2. F₃ spaltend i. Verh. 54 : 10 36 Fam. (davon 2 vielleicht 15 : 1) (+ 3)
(1 vielleicht 3 : 1)
i. Verh. 3 : 1 37 Fam. (davon 2 vielleicht 9 : 7) (+ 1)
i. Verh. 9 : 7 17 Fam. (davon 2 vielleicht 3 : 1) (+ 1)
i. Verh. 15 : 1 9 Fam. (davon 2 vielleicht 54 : 10) (+ 1)

F₂ notiert als brüchig, oben z. T. schwach brüchig, spaltet in gleicher Weise, so daß die Zahlen in Klammern noch dazu kommen. F₄ ist durch Fritfliege unverwertbar.

3. F₂ nbr; F₃ nbr 13 Familien mit 1072 Individuen nbr konst.
F₂ ×; F₃ nbr; F₄ nbr 59 " " 754 "

72 Familien mit 1826 Individuen nbr konst.

Im Gegensatz zu den vorigen Kreuzungen haben wir es also hier mit einem Unterschied von drei gleichsinnig wirkenden Faktoren zu tun; davon sind zwei die uns schon bekannten B und R des *Hordeum spontaneum*. Der dritte Faktor, den ich C nenne, wirkt wenigstens qualitativ wie B und R, weil er sowohl mit B wie mit R, schon wenn nur heterozygot vorhanden, Brüchigkeit hervorruft. Ob er auch quantitativ ebenso wirkt, soll später untersucht werden. Man könnte auch diesen Faktor *Hordeum spontaneum* zuschreiben unter der Voraussetzung, daß er in den bisher untersuchten Kreuzungen aus irgend einem Grunde nicht manifest wird. Es geht aber aus anderen Kreuzungen mit H1 hervor, daß H1 einen Brüchigkeitsfaktor besitzt (Tabelle 22). Ich nehme daher an, daß der Faktor C durch H1 eingeführt ist, die Kreuzung mithin die Form hat: B R c \times b r C.

Tabelle 22.

H1 \times H40 . .	575	487 : 88	54,2 : 9,8	$\pm 0,8$	$\pm 0,97$	54 : 10
\times H76 . .	39	32 : 7	3,24 : 0,76	$\pm 0,24$	$\pm 0,28$	3 : 1
\times H66 . .	62	$\frac{9+10}{19} : 43$	1,23 : 2,77	$\pm 0,23$	$\pm 0,22$	1 : 3
\times H41 . .	244	0 : 244				

Soweit wäre diese Kreuzung und Aufspaltung verhältnismäßig einfach zu verstehen; es ist aber die Sache damit nicht erledigt; vielmehr fanden sich noch folgende Abweichungen (Tabelle 21, E—H):

1. 16 F₃-Familien spalteten im Verhältnis 7 : 9 oder 3 : 13 auf; auch in F₄, wo die Zahlen jedoch meist zu klein sind, gibt es Fälle mit einem Überschuß an nichtbrüchigen Individuen.
2. 11 als nichtbrüchig notierte F₂-Pflanzen gaben in F₃ eine Aufspaltung im Verhältnis 3 : 1, 54 : 10, 9 : 7, 15 : 1 und in die Umkehrungen 7 : 9, 3 : 13.
3. 6 als Brüchig oder schwach Brüchig bezeichnete F₂-Pflanzen dagegen hatten eine einheitlich nichtbrüchige Descendenz.

Das heißt, wir begegnen hier genau denselben Erscheinungen, wie in den Kreuzungen, in denen ein Hemmungsfaktor beteiligt ist. Während aber dort die Einführung des Hemmungsfaktors uns mit der F₃-Spaltung gleichzeitig die Verhältnisse in F₂ aufhellte, können wir hier die Spaltung in F₂ durch die Annahme der drei Brüchigkeitsfaktoren allein schon mit ausreichender Genauigkeit erklären. Es liegt damit ein ähnliches Verhältnis vor, wie wir es in etwas einfacherer Form aus anderen Spaltungen

bereits kennen — das nämlich erstmalig eine scharfe Grenze zwischen den mit dem dominanten Faktor ausgestatteten Individuen — ich möchte sie als Dominant-Phänotypen bezeichnen — und den Rezessiv-Phänotypen erkennen läßt, das aber, durch dieses gröbere Verhältnis verdeckt, noch eine feinere, durch weitere Faktoren bedingte Unterspaltung voraussetzt. So ist es beispielsweise nach v. Ubisch mit der Ährendichte, die scheinbar monohybrid drei lockere auf eine dichte Ähre gibt, wo aber innerhalb der lockeren nochmal zwei Faktoren auf die Lockerkeit genotypisch modifizierend einwirken. — Ebenso muß hier innerhalb der beiden Gruppen 54 br und 10 nbr, ein Hemmungsfaktor wirksam sein, dessen Aufspaltung in F_3 einerseits Umkehrung des Verhältnisses br : nbr, andererseits auch in der 2. Gruppe der Nichtbrüchigen Abspaltung von Brüchigen hervorbringt. Mein Material reicht zur Lösung dieser Schwierigkeit nicht aus, insbesondere sind Rückkreuzungen und Kreuzungen der Spaltungsprodukte untereinander jetzt erforderlich; da ich aber, wie bereits gesagt, die Versuche 1918 abbrechen mußte, bringe ich trotzdem das Zahlenmaterial zur Veröffentlichung, weil die Frage, insofern es sich um eine Primitiveigenschaft und ihre Vererbungsweise handelt, doch von besonderem und von prinzipiellem Interesse ist.

Ich möchte deshalb zum Schluß diejenigen Punkte zusammenstellen, die durch das von mir gewonnene Zahlenmaterial zum Problem geworden sind, und soweit es aus ihm bereits zu sehen ist, zeigen, in welcher Weise die Lösung zu suchen ist.

I. Für die recht umfangreiche F_3 und F_4 der Kreuzung $H40 \times H1$ habe ich eine besondere Gruppe aufgestellt von Spaltungen zweifelhaften Ursprungs. Daß es nicht angängig ist, diese Spaltungszahlen auf Modifikationen zurückzuführen, geht einmal aus den vorher mitgeteilten Untersuchungen hervor, andererseits aber aus der Gleichartigkeit, durch die diese abweichenden Typen charakterisiert sind. So ist vor allem der Typus nichtbrüchig-teilbar durch die stets variierende Zahl von nbr und br in der Nachkommenschaft ausgezeichnet, während umgekehrt eine nbr-teilbare Familie in ihrer Aszendenz vielfach auf eine als schwach-br bezeichnete Pflanze zurückgeht. Den Prototyp einer solchen Spaltung stellt die vorhin besprochene Familie aus $H40 \times H41$ (Tabelle 8) dar. Tabelle 23 gibt die Zahlen für $H40 \times H1$.

II. Die zweite Schwierigkeit liegt darin, die in anderen Kreuzungskombinationen mit den gleichen Gerstensorten auftretenden Zahlen mit den erstgewonnenen in Einklang zu bringen.

Tabelle 23.

Aufspaltung des Phänotypus „nichtbrüchig—teilbar“.

F ₂		Phäno- typus	F ₃	F ₄
Saat Nr 1916	Stamm Nr.			
S. 16, 4/87	143	nbr	a) 30 nbr Spitze tb/zerbrechlich b) 50 nbr	eine Nachkommenschaft (Nk) von F ₃ nbr ergab 11 schwach-br
16, 2/71	116	kaum br	13 nbr tb : 22 nbr : 3 br	von F ₃ nbr: a) alle nbr und nbr tb b) 1 Nk nbr ++ tb 8 Fam. von F ₃ nbr, darin 5, 2, 7, 5, 8, 5, 5 nbr; 1 Fam.: 3 br:24 nbr
16, 4/22	132	nbr	n) 5 br : 20 nbr b) fast alle nbr, wenige a. d. Spitze schwach br	von F ₃ nbr : 6 F ₄ -Fam., alle nbr zäh von F ₃ nbr : 2 F ₄ -Fam., alle nbr oder nbr, schwach tb
16, 2/111	120	schwach br	a) 2 br : 6 nbr tb : 9 nbr b) alle nbr	von F ₃ nbr { alle gleichartig, nbr " " br } und nbr tb
16, 4/38	134	br	a) 15 nbr b) 10 br : 45 nbr	
16, 2/114	149	oben schw. br, leicht tb	a) 26 schwach br, ±, z. T. bes. im ob. Teil leicht tb b) meist nbr, wenige br	von F ₃ br " F ₃ nbr } einheitlich nbr, " F ₃ schw. br } 6, 7, 8 u. 7 Indiv.
16, 1/8	92	schwach br	6 br : 3 nbr tb : 17 nbr	von F ₃ br : 1 Fam. nbr tb " F ₃ nbr : 3 Fam. nbr + nbr tb + schw. br
16, 1/60	101	nbr	6 br : 9 nbr. tb : 21 nbr	von F ₃ nbr " F ₃ nbr tb } alle nbr bis nbr tb " F ₃ br }
16, 2/10	109	br	a) 21 br : 7 schw. br : 5 nbr tb : 21 nbr b) alle + br	(von F ₃ nbr : 3 Fam.; × in br : nbr-tb : vereinz. nbr von F ₃ br : 2 Fam. einh. nbr, ++ tb (38 u. 9 Ind.) von F ₃ br : 1 Fam., × in br : nbr, ++ tb von F ₃ schw. br : 1 Fam. einheitl. nbr, ++ tb
16, 2/29	110	br	brüchig im Überschuß	von F ₃ br : 1 Fam. nbr, tb " F ₃ nbr : 1 Fam. nbr, tb
16, 2/124	121	br	18 br : 6 schw. br : 10 nbr	von F ₃ br : 7 Fam. nbr, + tb u. nbr von F ₃ nbr : 3 Fam. nbr.

Besonders auffallend sind die sehr verschiedenartigen Zahlenverhältnisse, die die Kreuzungen mit H41 liefern (Tabelle 3). $H41 \times H40$ nötigte uns mit dem Verhältnis 10:6 H41 die Formel BrX zuzuschreiben.

In allen Kreuzungen mit H41 sehen wir die starke Beschränkung der Brüchigkeit: wir sahen, daß der Faktor X auf B und R hemmend wirkt. Da nun $H41 \times H1$, wo zu B auch der Faktor C noch hinzutritt, völlig nichtbrüchig ist — untersucht wurden 244 F_2 -Pflanzen — so muß H41 auch einen Hemmungsfaktor für C haben, was näher zu untersuchen wäre.

III. Nun spaltet $H41 \times H66$ im Verhältnis 4 br:42 nbr (davon drei brüchige zweifelhaft) auf; das kann sowohl das Verhältnis 1:15 als 1:63 sein. H66 gibt auch mit H1 eine spaltende F_2 ; H66 muß also sowohl zu H41, als zu H1 einen Ergänzungsfaktor besitzen, das kann nur R sein. Geben wir nun H66, das ja mit H1 gekreuzt, auch die starke Hemmungswirkung zeigt, auch den Faktor X, so erhalten wir für $H41 \times H66$ $BrX \times bRX = 9$ br:7 br, alle mit XX also gehemmt, d. h. nbr.

Wenn wir aber annehmen, daß XX gegenüber BBRR unwirksam ist, so kommen auf 16 Individuen 1 br:15 nbr. Dies Resultat nötigt uns das Verhältnis der Kreuzung Nr. 5 in 10:6¹⁾, das der Kreuzungen Nr. 14—16 in 7:9 umzuwandeln.

IV. Wie dagegen das Verhältnis 1:3 oder 3:13 in $H1 \times H66$ und $H41 \times H45$ unter diesen Voraussetzungen zustandekommt, vermag ich einstweilen nicht zu erklären, ebensowenig wie das in den Kreuzungen mit H70 auftretende Verhältnis 10:54 oder 3:13; endlich bedarf auch $H76 \times H1$ mit 3:1 (oder 13:3) noch weiterer Untersuchungen. $H76 \times H62$ und $H76 \times H4$ sind nichtbrüchig in F_1 und F_2 . H62 hat nach Krz. 14 die Formel bRx , H4 nach v. Ubisch (Krz. 9) ebenfalls; H76 muß also wohl die gleiche Formel bRx haben, und wir hätten in $H76 \times H1 = 3:1$ oder 13:3 die Spaltung: $bRc \times bRc$, die 9:7 liefern müßte; wie daraus das Verhältnis 3:1, unter Berücksichtigung der übrigen Kreuzungsergebnisse wird, kann ich ohne weitere Experimente nicht sagen.

Daß die durch den Faktor C bedingte Brüchigkeit geringer ist, als die durch B und R bedingte, zeigen die genannten Kreuzungen $H76 \times H1$ und $H1 \times H66$ deutlich. Die Ähre zerfällt spontan nur an der Spitze bis etwa zu $\frac{1}{3}$, sowohl in F_1 als in den brüchigen Kombinationen — in F_2 von $H40 \times H1$ mit seiner kontinuierlichen Reihe von stark Brüchigen bis zu völlig Zähspindligen tritt das nicht deutlich hervor.

¹⁾ Vergl. S. 116.

Ich komme damit zum Schluß: Aus dem Mitgeteilten geht unzweideutig hervor, daß wir es bei der Brüchigkeit mit einer außerordentlich komplizierten Erscheinung zu tun haben und daß es nicht zulässig ist, die in einer kleinen Gruppe gefundenen Tatsachen ohne weiteres zu verallgemeinern. Es ist ja von vornherein gar nicht wahrscheinlich, daß ein so vielseitig bedingter Vorgang, wie der auf Reifeerscheinungen zurückzuführende Abstoßungsprozeß, der teils morphologisch bedingt, wahrscheinlich mechanischer Natur, teils physiologisch bedingt, wahrscheinlich chemischer Natur ist, auf so einfacher Grundlage beruhen sollte, wie es nach den ersten Versuchen von v. Uebisch erschien. Die Theorie, daß *Hordeum spontaneum*, als mutmaßliche Stammpflanze der Kulturgersten, alle Faktoren dominant enthält, die mit der Annahme, daß alle Mutationen Verlustmutationen sind, zusammenfällt, ist nach obigem einzuschränken. Jedenfalls ist es theoretisch durchaus denkbar, daß Mutationen auch zu Neuerwerbungen führen, d. h. daß Faktoren durch Mutation neu entstehen. Schon Nillson-Ehle sagt 1909: „Es gibt bei den Getreidearten einzelne ganz unbestrittene Beispiele dafür, daß Einheiten durch Mutation einzelner Gameten entstehen.“ Unzweifelhaft sind in der Kultur dominante Hemmungsfaktoren entstanden, die *Hordeum spontaneum* nicht besitzt, ebenso wie uns die Kreuzung H40 \times H1 zu der Annahme zwingt, daß auch neben den Brüchigkeitsfaktoren B und R der Wildgerste mindestens ein weiterer gleichsinnig wirkender Brüchigkeitsfaktor existiert. Wenn die Annahme mehrerer, spezifisch, d. h. entweder auf den einen oder auf den anderen Brüchigkeitsfaktor wirkender Hemmungsfaktoren zu kompliziert erscheinen sollte, so sei darauf hingewiesen, daß auch nur durch unterschiedliche Mutation entweder der eine oder der andere Brüchigkeitsfaktor entweder B oder R zum Wegfall kam. Von da ist es nicht mehr weit zu der Annahme, daß eine chemische Veränderung im Gameten Hemmungsstoffe sowohl gegen den einen, als gegen den anderen Faktor ausbilden sollte.

Damit schließe ich meine Darstellungen.

Weitere Kreuzungen mit den noch unverständlichen und mit neuen Sorten können noch andere Resultate bringen und zu einer neuen Erweiterung und Vertiefung der Theorie führen und ich möchte die Hoffnung aussprechen, daß meine Resultate von anderer Seite noch weiter bearbeitet werden bis zur völligen Klärung der Frage.

Potsdam, Institut für Vererbungsforschung.

Kleinere Mitteilungen.

Apogamie oder dauernde Parthenogenesis?

Von Alfred Ernst.

(Eingegangen 18. Oktober 1920.)

Im vergangenen Jahrzehnt sind unsere Kenntnisse von der Verbreitung der Apogamie und Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche durch eine große Zahl wichtiger Arbeiten wesentlich erweitert worden. Eine Zusammenfassung aller neuen Einzelresultate des interessanten Forschungsgebietes erschien längst wünschenswert. Dazu war niemand berufener als Hans Winkler, der schon 1908 in einer Studie „Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche“ in meisterhafter Weise das damals über diese Fortpflanzungserscheinungen Bekannte zusammengefaßt und nach den verschiedensten Gesichtspunkten besprochen hat.

Der äußere Anstoß zu der nun vorliegenden neuen, die Fortpflanzungsvorgänge im Pflanzen- und Tierreich umfassenden Abhandlung¹⁾ ist offenbar von einer 1918 erschienenen Studie ausgegangen, in welcher der Versuch unternommen wurde, die mit der Parthenogenesis und Apogamie zusammenhängenden Fragen von einem neuen Gesichtspunkt aus zu erörtern und diese Erscheinungen mit den zahlreichen anderen Vorgängen apomiktischer Fortpflanzung im Pflanzenreich in denselben ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Der im Titel niedergelegte Grundgedanke jener Studie²⁾ hat die Zustimmung Winklers nicht gefunden. Er ist der Ansicht, daß die neue Hypothese uns in der Erkenntnis des wahren Wesens der Parthenogenesis nicht wesentlich fördere und daß ihr Grundgedanke in seiner allgemeinen Anwendung auf das Gesamtproblem der nichtgeschlechtlichen Fortpflanzung verfehlt sei. Immerhin erscheint ihm die Bedeutung „der so überaus ein-

¹⁾ Winkler, Hans, Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. 231 S. Jena, Gustav Fischer, 1920.

²⁾ Ernst, Alfred, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. 665 S. mit 172 Abbildungen und 2 Tafeln. Jena, Gustav Fischer, 1918.

gehend und sorgfältig begründeten Theorie" groß genug, um die Notwendigkeit zu rechtfertigen, sie von vornherein einer ausführlichen und gründlichen Kritik zu unterziehen. Diese Kritik der „Bastardierungshypothese“ ist der leitende Gedanke, der die Kapitel des neuen Winklerschen Buches verbindet, die Auswahl des besprochenen Tatsachenmaterials leitet und die Richtung der theoretischen Erörterungen bestimmt hat. Dieser Beziehungen wegen bin ich gerne der Anfrage der Redaktion dieser Zeitschrift nachgekommen, das Winklersche Buch zu besprechen. Ich mache dabei von der Möglichkeit Gebrauch, meine Stellungnahme zur Kritik meiner Hypothese wenigstens in aller Kürze anzudeuten.

Die beiden ersten Abschnitte des Winklerschen Buches enthalten die Prüfung zweier Tatschengruppen: der Parthenogenesis von *Chara crinita* und des Vorkommens dauernder Parthenogenesis im Tierreich; die drei weiteren Hauptkapitel bringen Erörterungen über die Möglichkeit unbegrenzt andauernder ungeschlechtlicher Vermehrung, über die Ursachen der Parthenogenesis und über die Definition der Begriffe Parthenogenesis und Apogamie. Im nachfolgenden halte ich mich an diese Gliederung des zu besprechenden Buches.

I.

Die diözische *Chara crinita* kommt, wie ich (a. a. O. 1918) nachgewiesen habe, in einer haploiden, befruchtungsbedürftigen und einer diploiden, apogamen Form vor. Zur Erklärung der Ovo-Apogamie der letzteren hatte ich angenommen, daß ihre neuen Merkmale, Diploidie und Apogamie, genetisch zusammenhängen und mich schließlich dahin ausgesprochen, daß diese Änderungen Folgeerscheinungen einer Bastardierung in der Aszendenz seien, die apogame *Ch. crinita* ein metrokliner Bastard sei, hervorgegangen aus der Kreuzung der haploiden *Ch. crinita* als Mutter und einer weiteren, noch nicht genau bestimmten *Chara*-art als Vater. Im ersten Abschnitt seines Buches sucht Winkler nun die Unzulänglichkeit dieser Bastardierungshypothese zur Erklärung der Fortpflanzungsverhältnisse von *Ch. crinita* zu beweisen und an deren Stelle eine seiner Meinung nach einfachere und weniger Hilfsannahmen verlangende Erklärung zu setzen. Er macht drei Gruppen von Bedenken gegen die Bastardierungshypothese geltend: sie sei zur Erklärung der Diploidie nicht notwendig, sie könne die Diözie und Eingeschlechtigkeit der diploiden Form nicht erklären, und drittens verweise er auf die Unwahrscheinlichkeit von Metromorphie des hypothetischen Bastardes. Auf den ersten Einwand, die Bastardierungshypothese sei zur Erklärung der Diploidie nicht notwendig, wird im nachfolgenden in anderem Zusammenhange eingetreten. Mit dem zweiten Einwand, daß durch die Bastardierungshypothese die Diözie und Eingeschlechtigkeit der diploiden *Ch. crinita* nicht erklärt sei, weist Winkler auf

eine Lücke meiner theoretischen Ausführungen hin. Ich hatte mich in dieser Hinsicht (1918, S. 120) mit der gesperrt gedruckten Bemerkung begnügt, daß vielleicht „bei der Entstehung der apogamen Form, neben den diploiden weiblichen Pflanzen auch diploide männliche Pflanzen entstanden, infolge ihrer Einjährigkeit und des Mangels besonderer Propagationsorgane seither aber wieder verschwunden sind“. Wenn nun Winkler ein solches Auftreten rein männlicher Pflanzen aus Zygoten, bei deren Keimung die mit der Reduktion verbundene Geschlechtstrennung unterblieben sei, ohne komplizierte Hilfhypothesen für unverständlich hält, so kann demgegenüber darauf verwiesen werden, daß die eingehende Begründung dieser Annahme nicht mehr und nicht weniger erfordert hätte, als die Anwendung der zur Erklärung der Geschlechtsvererbung bei getrenntgeschlechtigen Tieren und höheren Pflanzen in der Vererbungslehre üblichen Hypothese von der Heterogametie des einen Geschlechtes. Sind bei den Charen die Eizellen homogametisch, die Spermatozoiden heterogametisch, so werden nach legitimer Befruchtung aus den Zygoten ungefähr zu gleichen Teilen männliche und weibliche Individuen hervorgehen. Dasselbe Ergebnis ist auch für Heterozygoten zu erwarten, die aus Artkreuzungen hervorgegangen sind und bei deren Keimung die Reduktionsteilung allein oder zusammen mit der Tetradenteilung des Zygotenkerns ausgeschaltet wird. In der Diskussion der die Annahme von Metromorphie des hypothetischen *Ch. crinita*-Bastardes rechtfertigenden Gründe übergeht Winkler den nicht unwichtigen Umstand, daß die apogame *Ch. crinita* in auffallendem Grade polymorph ist. Des weiteren kann ich darauf hinweisen, daß die bedeutenden Unterschiede zwischen den Pflanzen nördlicher und südlicher Standorte sehr schön mit einzelnen Unterschieden im Bau von *Ch. aspera* und *galioides*, den beiden hypothetischen väterlichen Eltern, parallel gehen.

Der Bastardhypothese zieht Winkler zwei andere Erklärungsmöglichkeiten vor. Die erste derselben nimmt eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in Scheitelzellen weiblicher Pflanzen der haploiden Form von *Ch. crinita* an. Ein solcher Vorgang wird als mögliche Ursache für die Entstehung einer diploiden Rasse nicht unbeachtet bleiben dürfen. In Analogie zu den Resultaten experimenteller Arbeiten mit *Spirogyra*, den Wurzelspitzen höherer Pflanzen usw. ist gewiß denkbar, daß eine solche Verdoppelung des Chromosomensatzes in einer Scheitelzelle oder in einer anderen teilungsfähigen Zelle des Characeenthallus, von der die Bildung blatt- und oogoniumtragender Seitenglieder ausgehen kann, durch bestimmte Außenbedingungen (z. B. plötzliche Temperaturänderungen, Konzentrationsänderungen im umgebenden Medium usw.) veranlaßt werden könnte. Träte dieser Fall ein, so würde damit, wie auch Winkler hervorhebt, erst die Diploidie und die Eingeschlechtigkeit der apogamen *Ch. crinita* erklärt sein. Für das Zustandekommen der parthenogenetischen Entwicklung ihrer Oogonien aber bedarf Winkler einer weiteren Hilfhypothese: Es erscheint ihm denkbar, daß jene

Fähigkeit mit der Diploidie irgendwie gegeben wäre, oder daß die Pflanzen, an denen die Chromosomenverdoppelung eintrat, vorher schon parthenogenetisch waren. Gegen die erste Annahme sprechen vorderhand die Befunde an allen experimentell erzeugten di- und tetraploiden Pflanzen, also die Fortpflanzungsverhältnisse der di- und tetraploiden Laubmoosgametophyten, der Gigas-Formen von *Oenothera* und *Primula* und ebenso der tetraploiden *Solanum* rassen, deren Kenntnis wir dem experimentellen Geschick Winklers verdanken. Sie alle haben ergeben, daß alleinige Verdoppelung der Chromosomenzahl weder einen vollständigen Verlust der sexuellen Fortpflanzung hervorruft noch apogame Entwicklung der unbefruchteten Eizellen veranlaßt. Gegen die zweite Annahme kann ich anführen, daß weder die haploide *Ch. crinita* noch die anderen von mir bis jetzt gezogenen diözischen Charen in ungestörter Kultur Parthenosporen erzeugen; von einer schon vorhandenen inneren Anlage zu dauernder Parthenogenesis kann also wohl nicht mit Grund gesprochen werden.

Eine zweite Möglichkeit zur Entstehung diploider und zugleich eingeschlechtiger Pflanzen erblickt Winkler darin, daß bei der Keimung normal entstandener Zygoten die Reduktionsteilung zunächst ebenfalls normal durchgeführt werde, dann aber nicht drei, sondern nur zwei von den vier Enkeln des befruchteten Eikerns zugrunde gehen und die beiden überdauernden Kerne miteinander verschmelzen könnten. Wenn mit der Verschmelzung von Ei- und Spermakern die Tendenzen zur Bildung weiblicher und männlicher Kerne vereinigt werden und mit der nachfolgenden Reduktionsteilung des Zygotenkerns eine Geschlechtstrennung in dem Sinne verbunden ist, daß zwei der vier Enkelkerne männliche, zwei weibliche Tendenz erhalten, so ergeben sich auf Grund dieses zweiten Erklärungsversuches Winklers für das Geschlecht der bei der Keimung entstehenden Pflanze drei Möglichkeiten: Sie kann männlich, weiblich oder zwittrig sein, je nachdem die beiden Kerne mit männlicher, die zwei mit weiblicher oder je ein Kern mit weiblicher und männlicher Tendenz sich vereinigt haben. Auch gegen diese Hypothese lassen sich unschwer mehrere Bedenken anführen. Zunächst hat sie zur Voraussetzung, was aber in keiner Weise bewiesen ist, daß beiderlei Geschlechtszellen von *Chara* homogametisch sind und daher die Geschlechtstendenz aller Zygoten dieselbe sei. In Analogie zu den Tieren und höheren Pflanzen kann aber, wie schon erwähnt, mit mindestens derselben Wahrscheinlichkeit Heterogametrie im männlichen Geschlecht angenommen werden, welche zu Zygotenkernen mit verschiedener Geschlechtstendenz und nachher mit oder ohne Reduktion zur Entstehung gleichvieler männlicher und weiblicher Nachkommen führt. Nimmt man aber mit Winkler Homogametrie in beiderlei Geschlechtszellen vorerst als gegeben an, so werden aus keimenden Zygoten mit einem derart aus zwei Enkelkernen entstandenen Keimkern außer diploiden männlichen und weiblichen Individuen auch solche einer diploiden zwittr-

rigen Form entstehen müssen. Es ist kein Grund zur Annahme vorhanden, daß solche diploide *Chara*-Zwitter, seien sie aus einer Zygote mit ungeteiltem Kern oder erst nachträglich aus der Verschmelzung von zwei Enkelkernen mit verschiedener Geschlechtstendenz hervorgegangen, nicht ebensogut entwicklungsfähig sein sollten, wie die zwittrig gewordenen diploiden und tetraploiden Gametophyten ursprünglich diözischer Moose (Marchal!). Solche diploide Zwitterformen von *Ch. crinita* sind aber bis jetzt noch nie gefunden worden und es ist fast ausgeschlossen, daß sie dennoch existieren.

Winkler selbst ist geneigt, die erste seiner beiden Hypothesen als die aussichtsreichere zu betrachten; beide aber findet er der Bastardierungshypothese überlegen, weil sie weniger Hilfsannahmen bedingten und dennoch verständlich machten, daß die apogame *Ch. crinita* trotz ihrer Diploidie weiblich sein könne. Der Umstand, daß seine Hypothesen nur zwei der drei wichtigsten Merkmale zu erklären vermögen, welche die beiden Rassen von *Ch. crinita* unterscheiden und über die Entstehung der Apogamie gar nichts aussagen, scheint ihm nicht gegen dieselben zu sprechen, „denn wir wissen auch in allen anderen Fällen von habitueller Parthenogenese nichts Sicheres über die Ursachen dieser Erscheinung“. Der einfacheren Hypothese zuliebe wird also die umfassendere, auf die vollständige Lösung des Problems gehende Fragestellung abgelehnt. Nach dieser Kritik der Kritik liegt mir daran, zu betonen, wie sehr ich davon überzeugt bin, daß auch meine Ansichten über die Entstehung der Apogamie von *Ch. crinita* noch durchaus Hypothese sind und nach verschiedener Richtung noch der Klärung bedürfen. Sie müßten ohne Zweifel Gegenstand berechtigter Kritik werden, wenn sie für anderes ausgegeben worden wären, als was sie sein sollen, eine Fragestellung für die weitere experimentelle Forschung. Die Bastardierungshypothese selbst hat allerdings nicht, wie Winkler annimmt, die Resultate der vorangegangenen Untersuchungen an *Ch. crinita* zur eigentlichen Grundlage, sondern hatte sich dem Ref. schon vorher während seiner langjährigen Beschäftigung mit ovoapogamen Angiospermen aufgedrängt. Gerne sei zu gegeben, daß ihrer Anwendung auf *Ch. crinita* und einige andere Algen zurzeit noch bedeutend mehr Schwierigkeiten entgegenstehen, als es, auch nach den kritischen Ausführungen Winklers, bei verschiedenen apogamen Formen unter den Pteridophyten und Angiospermen der Fall ist.

II.

Gewichtige Gründe gegen die Bastardhypothese ergeben sich Winkler aus dem Studium der Literatur über tierische Parthenogenese, welcher der zweite, wichtigste Abschnitt seines Buches (S. 12—132) gewidmet ist. Da eine monographische Bearbeitung der tierischen Parthenogenese nach neueren Gesichtspunkten noch aussteht, hat sich Winkler der großen und mühsamen Aufgabe unterzogen, aus der teilweise sehr zerstreuten zoologischen Original-

literatur selber ein weitschichtiges Tatsachenmaterial zusammenzutragen und kritisch zu sichten. Er kam dabei zu dem überraschenden Resultat, daß, im Gegensatz zu der unter den Zoologen weit verbreiteten und auch in bekannten zusammenfassenden Werken vertretenen Ansicht, „bei zahlreichen Tierarten der allerverschiedensten Verwandtschaftskreise dauernde Parthenogenese als alleinige Vermehrungsart vorkomme“. Es würde zu weit führen, auf die wertvollen Literaturangaben und Diskussionen dieses Abschnittes, die eine Unmenge Lücken in den bisherigen Kenntnissen aufdecken, im Einzelnen einzutreten. Dem Parthenogenesisforscher eröffnet das eingehende Studium dieses Abschnittes eine wahre Fundgrube von Anregungen und Fragestellungen zu neuen Untersuchungen. An dieser Stelle muß es genügen, auf einige Feststellungen hinzuweisen, welche für die Lösung des diskutierten Problems besonders wichtig sind.

Zunächst wird wahrscheinlich gemacht, daß sich unter den *Rotatoria* die ganze Gruppe der Bdelloiden durch dauernd agame Fortpflanzung auszeichnet, während andere Gruppen ausschließlich bisexuelle Fortpflanzung oder einen regelmäßigen heterogonischen Wechsel zwischen bisexueller und parthenogenetischer Fortpflanzung aufweisen. Während für die Bdelloiden unentschieden gelassen wird, ob ihre dauernde Parthenogenese direkt aus der Bisexualität oder auf dem Umwege über die Heterogonie entstanden sei, wird zu zeigen versucht, daß bei gewissen *Nematodes* wie *Diplogaster minor* und *Rhabditis aberrans*, dauernde Parthenogenese aus Bisexualität auf dem Wege über den Hermaphroditismus zustande gekommen sein soll. Bei den *Ostracoda* wird Entstehung parthenogenetischer Formen aus bisexuellen vermutet und angegeben, daß einzelne Arten wie *Cyprinotus incongruus*, ähnlich wie *Ch. crinita*, in einer rein parthenogenetischen und einer bisexuellen Form existieren. Auch unter den *Phyllopoda* wird für einzelne Vertreter, wie z. B. für *Artemia salina*, die Existenz zweier Formenkreise, eines diploiden bisexuellen und eines tetraploiden, dauernd parthenogenetischen vermutet, aber noch nicht für völlig gesichert gehalten. Ferner soll das Vorkommen dauernd azyklischer Stämme bei einer ganzen Anzahl von *Cladocera*-arten in Frage stehen.

Eine ungewöhnliche Verbreitung haben parthenogenetische Fortpflanzungsvorgänge bekanntlich unter den Insekten. Da wird zunächst festgestellt, daß unter den *Lepidoptera* gewisse Vertreter der Psychiden und Epipyropiden, wie z. B. *Apterona crenulella*, *Solenobia triquetrella*, sich offenbar an einzelnen Orten bisexuell, an anderen parthenogenetisch fortpflanzen, also wahrscheinlich wieder in zwei verschiedenen Formen zu existieren scheinen, während andere Arten nur in der parthenogenetischen oder in der sexuellen Form bekannt sind. Unter den *Hymenoptera* allein wird innerhalb der *Tenthredinidae* (Blattwespen) für 24 Arten, die 16 Gattungen angehören, thelytoke Parthenogenese angegeben. Die Vertreter der *Cynipidae* (Gallwespen) zeigen z. T. Bisexualität, Heterogonie, reine Parthenogenese und

schließlich gehören auch hierher wieder Arten, die wie *Rhodites rosae*, neben dauernd parthenogenetischen Formen offenbar noch lokal bisexuelle Stämme aufweisen. Nach der Ansicht Winklers dürften sodann die *Ichnemionidae* (Schlupfwespen), unter denen bei nicht weniger als 18 Arten aus 16 verschiedenen Gattungen dauernde Parthenogenesis mit genügender Sicherheit nachgewiesen zu sein scheint, in mehr als einer Richtung dankbare Objekte für die experimentelle Behandlung der Parthenogenesisfragen darbieten. Für die Frage nach dem Vorkommen und der Entstehung dauernder Parthenogenesis sind sodann die *Phytophthires* (Pflanzenläuse) besonders wichtig. In diesem Verwandtschaftskreise, in welchem Parthenogenesis im heterogonischen Wechsel besonders häufig ist, soll nämlich bei einer Anzahl von Formen der Übergang von der Heterogonie zur reinen Parthenogenesis schon vollzogen sein, „während er bei anderen offensichtlich im Begriff ist, sich zu vollziehen, so daß wir in diesem Falle die Entwicklung der dauernden Parthenogenesis ziemlich genau verfolgen können“.

In der Feststellung dieser und anderer Fälle dauernder Parthenogenesis im Tierreich, sowie von Verhältnissen, die zweifellos an diejenigen der beiden Rassen von *Ch. crinita* erinnern, sieht Winkler einen gewichtigen Beweis gegen die Bastardierungshypothese. Indem er dabei aber von der Annahme ausgeht, daß nach dieser Hypothese „zwischen der bei Pflanzen und der bei Tieren vorkommenden Parthenogenesis ein starker Gegensatz vorhanden sei“ und es „im Tierreiche dauernde Parthenogenesis nicht geben solle und nicht geben dürfe“, tut er den Ansichten und Ausführungen des Referenten beträchtlichen Zwang an.

Unter der Überschrift „Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie“ hatte ich (1918, S. 142—157) in der Auseinandersetzung der meiner Meinung nach zwischen Apogamie und Parthenogenesis existierenden Unterschiede speziell die Fortpflanzungsverhältnisse bei den am eingehendsten studierten oöapogamen Angiospermen und — da typische Parthenogenesis im Pflanzenreich erst in wenigen Fällen nachgewiesen ist — der besser bekannten tierischen künstlichen und natürlichen Parthenogenese einander gegenübergestellt. Von letzterer wurden speziell einzelne Fälle haploider und diploider Parthenogenesis im Verlaufe heterogonischer Fortpflanzung näher besprochen. Dagegen bin ich absichtlich auf eine Diskussion der in den Lehr- und Handbüchern der Zoologie angeführten Beispiele dauernder Parthenogenesis (Thelytokie) nicht eingetreten, weil diese nach dem Urteile kompetent scheinender Zoologen noch nicht abgeklärt gelten konnten. Wenn nun aber in der von Winkler besprochenen zoologischen Originalliteratur wirklich die Beweise für das Vorkommen zahlreicher Beispiele dauernder Parthenogenesis enthalten sind, so spricht dies in keiner Weise gegen den von mir angenommenen Gegensatz zwischen Apogamie und Parthenogenesis. Es erwächst aus diesem Umstand nur die Notwendigkeit zu prüfen, wie sich die Übertragung des neuen Apogamiebegriffes und der Bastardierungshypothese

auf diese Fälle „dauernder Parthenogenesis“ im Tierreich gestaltet. Ursache zu irgend welchen Bedenken gegen die Möglichkeit einer solchen Übertragung scheint mir auch nach dem Erscheinen von Winklers Buch ebensowenig gegeben zu sein wie vorher und auf die Notwendigkeit eines solchen künftigen Übertragungsversuchs habe ich schon im letzten Abschnitt meiner Studie (1918, XV, S. 590 ff.) ausdrücklich hingewiesen. Es wurde dort, wie auch Winkler in einer Fußnote erwähnt, in aller Kürze auseinandergesetzt, in welchen Verwandtschaftskreisen des Tierreiches die Fortpflanzungsverhältnisse vielleicht dauernd agame Fortpflanzung erwarten lassen und die Vermutung ausgesprochen, daß bei einer Anzahl von Würmern, bei Phasmiden, Gallwespen und anderen Insekten vielleicht ähnliche Verhältnisse wie bei *Ch. crinita* existieren könnten. Es war mir schon damals selbstverständlich, daß auf den sicheren Nachweis des Vorkommens dauernd parthenogenetischer Formen im Tierreich hin auch die Frage nach der Möglichkeit ihres hybriden Ursprunges diskutiert werden müsse. Bei dem Umfang, den meine Begründung der Bastardierungshypothese auch ohnedies schon angenommen hatte, glaubte ich auf die Verhältnisse im Tierreich nicht eingehender und unter stärkerer Berücksichtigung der Originalliteratur eintreten zu dürfen und mich mit dem mehrmaligen Hinweis (S. 590, 592) auf die Notwendigkeit entsprechender Erörterungen von zoologischer Seite begnügen zu müssen.

Vielleicht ist der Zeitpunkt zu einer solchen Auswertung der Ergebnisse auf zoologischem Gebiete noch nicht gekommen. Es fehlt noch die Anerkennung des Nachweises dauernder Parthenogenesis durch zoologische Fachvertreter. Sodann steht bei einer großen Zahl der von Winkler besprochenen Fälle von Parthenogenesis die zytologische Untersuchung noch völlig aus und nach dem Urteil zoologischer Parthenogenesis-Forscher¹⁾ ist auch für viel untersuchte Objekte noch nicht einmal sicher entschieden, ob haploide oder diploide Parthenogenesis vorliegt. Ferner ist über das Vorkommen natürlicher Bastarde und die Bastardierungsmöglichkeiten bei niederen Tieren noch herzlich wenig bekannt. Das schließt aber nicht aus, daß sich auch hier noch vieles zeigen wird, sobald man darnach sucht. Mit dem Hinweis auf einen Autor, der in einem Verwandtschaftskreis mit dauernd parthenogenetischen Formen Kreuzung für ausgeschlossen hält (Vgl. Winkler, a. a. O., S. 140), ist die Anwendbarkeit der Bastardierungshypothese auf diese Erscheinungen im Tierreich sicherlich noch nicht erledigt.

III.

Da in der zoologischen Literatur das Vorkommen dauernder Parthenogenesis bis in die neueste Zeit von hervorragenden Forschern und

¹⁾ Vgl. Hertwig, Paula, Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Centralbl. 40, 1920, S. 145—174.

Theoretikern immer wieder bezweifelt worden ist, läßt Winkler dem Abschnitt „Über das Vorkommen dauernder Parthenogenesis im Tierreich“ zur Auseinandersetzung mit den Zoologen einen weiteren „Über die Möglichkeit unbegrenzt andauernder ungeschlechtlicher Vermehrung“ folgen. Die bisherige Verkenntung des Vorkommens dauernder Parthenogenesis geschah, wie Winkler ausführt, auf Grund theoretischer Erwägungen. Diese gingen in der Hauptsache dahin, daß bei geschlechtlich geschiedenen Lebewesen die Ausschaltung der Befruchtung auf die Dauer schädigend wirken müsse, daß also die Amphimixis eine notwendige Bedingung der Lebenserhaltung, eine unentbehrliche Verjüngung bedeute, während ununterbrochen ungeschlechtliche Vermehrung nach mehr oder weniger zahlreichen Generationen zur Schwächung führe. Diese Auffassung, die von vielen bedeutenden Zoologen in zahllosen Einzelforschungen und in zusammenfassenden Werken vertreten worden ist, ist nun ohne Zweifel auf Grund der von Winkler aus der zoologischen Literatur zusammengestellten Befunde nicht länger haltbar. Den Botanikern wird die Annahme von Winklers These nicht schwer fallen, sind ihnen doch seit langem zahlreiche Beispiele dauernd ungeschlechtlicher Vermehrung von niedern und höheren Pflanzen bekannt. Die Zoologen hofft Winkler durch den Hinweis auf einige Beispiele aus Tier- und Pflanzenreich zu gewinnen, die deutlich zeigen, daß keinerlei Anzeichen eines baldigen Unterganges oder auch nur der Schwächung einer Art nachweisbar sind, wenn bei ihr an Stelle der Bisexualität eine andere ungeschlechtliche Vermehrungsart als Parthenogenesis getreten ist. Durch die Annahme dieser These wird die große Bedeutung der Amphimixis, wie Winkler mit Recht betont, in keiner Weise beeinträchtigt und es bleibt nach wie vor richtig, daß sie für die große Mehrzahl der Tiere und Pflanzen durchaus unentbehrlich ist. Aus dem Umstand, daß sich die Amphimixis vielerorts nicht ohne Schaden aus dem Entwicklungsgang ausschalten läßt, darf aber nicht länger der Schluß gezogen werden, daß das nun allgemein gültige Regel sein müsse. Im Pflanzenreich werden sich keine Beispiele dafür finden lassen, daß ununterbrochene apomiktische Vermehrung zur Schwächung und Existenzgefährdung der Art führt. Wohl aber sind zahlreiche Pflanzenarten bekannt, die sich durch Apogamie und andere Formen rein ungeschlechtlicher Vermehrung dauernd und ohne Schädigung erhalten. Haben sich nun einzelne Zoologen bereits mit dem Gedanken abgefunden, daß eine unbeschränkte Fortpflanzung durch Teilung, Knospung, Propagation usw. möglich ist, ohne daß Amphimixis als notwendige Verjüngung früher oder später in die Generationsfolge eingeschaltet werden muß, so dürfte es ihnen in Zukunft auch nicht allzuschwer fallen, ein Gleiches zugunsten der dauernden Parthenogenesis anzuerkennen. Dringen aber die von Winkler in diesem dritten Abschnitt vertretenen Anschauungen, denen ich mich durchaus anschließe, bei den zoologischen Parthenogenesisforschern durch, so werden damit zugleich auch die stärksten Bedenken beseitigt, die bis jetzt von zoologischer Seite gegen die

Annahme der Bastardierungshypothese geltend gemacht werden konnten. Statt zur Widerlegung der Bastardierungshypothese könnte also die Anerkennung des von Winkler geführten Nachweises des Vorkommens dauernd amiktischer Fortpflanzung aus Eizellen bei Tieren auch dazu führen, jener Hypothese den Weg zu ebnen. Es bleibt daher abzuwarten, ob die Zoologen in Zukunft für die sicher gestellten Fälle dauernder Vermehrung aus unbefruchteten Eizellen mit Winkler die Bezeichnung Parthenogenesis beibehalten oder ob sie in der absoluten Unfähigkeit zur bisexuellen Fortpflanzung ebenfalls ein dermaßen gewichtiges Moment sehen werden, um die jener Besonderheit Rechnung tragende Bezeichnung ovogene Apogamie anzunehmen.

IV.

Im vierten Hauptabschnitt diskutiert Winkler in eingehender Weise die bisherigen Hypothesen über die Ursachen der Parthenogenesis und Apogamie. Die vier Kapitel dieses Abschnittes behandeln die Bastardierung als Ursache dauernder Parthenogenesis, die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Chromosomenzahl, die Befruchtung als Auslösung der Parthenogenesis und endlich deren Auslösung durch äußere Faktoren.

Nachdem schon die beiden ersten Hauptabschnitte seines Buches mit dem Versuch einer anderen Deutung der Parthenogenesis von *Ch. crinita* und dem Nachweis dauernder Parthenogenesis im Tierreich der Widerlegung der Bastardierungshypothese gewidmet waren, greift Winkler an dieser Stelle aus der Begründung der Bastardierungshypothese einige Beispiele von ovogener Apogamie bei Angiospermen zur Diskussion und Kritik heraus. *Alchemilla gemma* und *Antennaria alpina*, für welche ich u. a. hybriden Ursprung abzuleiten versucht hatte, will Winkler nicht als Beweisstücke für die Hybridisationshypothese der Apogamie anerkennen. Sodann bringt er in diesem Abschnitt eingehend das Verhalten von Formen mit triploiden Chromosomenzahlen zur Sprache, deren Bedeutung für die „Lehre von der Entstehung der Parthenogenesis durch Bastardierung“ in jüngster Zeit von verschiedenen Forschern hervorgehoben worden ist. Im besonderen kommen dabei die Untersuchungen Rosenbergs (1917) über die Zytologie apogamer Hieracien und Holmgrens (1919) Angaben über Apogamie in den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium* in Frage. Beide Forscher haben bei der Auswertung ihrer Untersuchungen die Ansicht vertreten, die von ihnen beschriebenen Triploidformen seien sehr wahrscheinlich Bastarde. Winkler verhält sich diesen Angaben gegenüber zwar nicht vollkommen ablehnend. Er zieht aber der Erklärung dieser Fälle durch die Bastardierungshypothese die Deutung vor, daß nicht die Triploidie bzw. ihr Zustandekommen durch Bastardierung Ursache der Parthenogenesis dieser Formen sei, sondern die Neigung zu parthenogenetischer Fortpflanzung innerhalb dieser Verwandtschaftskreise bereits vorhanden gewesen sei. Sofern der Bastardcharakter dieser

Formen sich überhaupt bestätige, wäre ihnen also die Anlage zu parthenogenetischer Entwicklung von einem oder von beiden Eltern übertragen worden. Immerhin fügt er einschränkend bei, „daß die Annahme einer ‚Neigung‘ zur Parthenogenesis keine Erklärung für das tatsächliche Vorhandensein dieser Fortpflanzungsweise liefern kann“. Mit der Ablehnung der Bastardierungshypothese will Winkler auch keineswegs behaupten, daß zwischen Parthenogenesis und Bastardierung keinerlei Beziehungen bestehen und ebensowenig soll damit geleugnet werden, „daß sehr wohl eine ganze Anzahl der bisher als parthenogenetisch bekannten Pflanzen Bastarde sein können“. Ohne Zweifel werde es auch weiterhin eine sehr wichtige Aufgabe der Parthenogenesisforschung bleiben, zu untersuchen, ob eine parthenogenetische Pflanze ein Bastard sei oder nicht. Durch den Nachweis, daß eine apogame Pflanze ein Bastard ist, scheint ihm allerdings über die Ursache der Parthenogenesis bei der betreffenden Pflanze noch nichts nachgewiesen zu sein. Selbst wenn sich herausstellen sollte, daß viele oder sogar die Mehrzahl der parthenogenetischen Pflanzen Bastarde wären, selbst dann wäre nach ihm der Schluß noch nicht gerechtfertigt, daß ihre Bastardnatur die apomiktische Fortpflanzungsweise verursacht habe. Die Möglichkeit sei zu erwägen, daß durch die Bastardierung nur die Bedingungen geschaffen würden, die es den die Parthenogenesis bewirkenden Faktoren ermöglichten oder erleichterten, ihren Einfluß mit Erfolg auszuüben. Diese Faktoren selbst aber könnten auch bei Nichtbastarden wirksam sein oder durch andere Vorbedingungen wirksam gemacht werden.

Diese weitgehende Verkläuterung „ursächlicher“ Beziehungen scheint mir auf dem gegenwärtigen Stadium der Frage noch nicht notwendig zu sein. Es würde mir vorerst durchaus genügen, wenn sich die Bastardnatur bereits bekannter apogamer Pflanzen einwandfrei nachweisen ließe oder wenn es gelänge, durch Kreuzung typisch bisexualer Arten neue apogame Rassen zu erzeugen. Bastardierung führt sicherlich nicht immer zur Apogamie, aber aus dem Fehlen einer absolut notwendigen Beziehung zwischen den beiden Vorgängen kann doch nicht jede ursächliche Beziehung zwischen denselben in Frage gestellt werden. Will man mit Winkler gegen die Bastardierungshypothese geltend machen, daß im Tier- und Pflanzenreiche sehr zahlreiche Bastarde nicht apogam und überhaupt nicht apomiktisch geworden sind, sondern geschlechtlich blieben, so müßten mit ebenderselben Begründung auch alle ursächlichen Beziehungen zwischen Sterilität und Fortpflanzungsanomalien vieler Artbastarde und deren hybridem Ursprung verneint werden. Auch da verbleibt dann wieder die Annahme, daß die Fähigkeit und vielleicht auch eine Neigung zu Sterilität und zu Anomalien schon dem einen oder beiden Eltern zugekommen und durch die Kreuzung nur die Bedingungen zu ihrer Auslösung geschaffen worden seien. Für die experimentelle Forschung ist mit solchen Annahmen vorderhand wohl nicht viel gewonnen. Als ein Glied einer langen Reihe von Reduk-

tionen und Anomalien in den Fortpflanzungserscheinungen der Bastarde fasse ich die ovogene Apogamie auf. Sache einer ausgedehnten experimentellen und zytologisch-embryologischen Bastardforschung wird es sein, zunächst ganz empirisch festzustellen, aus welchen Kreuzungen von Rassen, Varietäten und Arten fertile, aus welchen sterile und aus welchen apogame Bastarde hervorgehen. Erst dadurch wird die Grundlage zur Aufstellung von Hypothesen über die Ursachen des verschiedenen Verhaltens der Bastarde und damit vielleicht auch des Zustandekommens der Apogamie geschaffen.

In einem weiteren Kapitel schließt Winkler an die Diskussion der Beziehungen zwischen Bastardierung und Apogamie Betrachtungen an über die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Chromosomenzahl. Schon bald nach der Entdeckung der ersten Fälle von Apogamie bei Angiospermen und seither bis in die neueste Zeit ist mehrfach und von verschiedenen Gesichtspunkten aus versucht worden, das Vorhandensein von Apogamie (somatischer Parthenogenesis) in ursächliche Beziehungen zu den Zahlenverhältnissen der Chromosomen zu bringen. Wie Winkler mit Recht betont, sind dabei zwei oft vermischte Fragen getrennt zu behandeln. Die eine geht dahin, ob der Umstand, daß bei somatischer Parthenogenesis die Eizelle im Vergleich zur Eizelle sexueller Individuen diploid ist, mit ihrer Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung in ursächlichem Zusammenhang steht. Die zweite Frage ist, warum bei parthenogenetischen Pflanzen häufig eine im Vergleich zu verwandten sexuellen Arten erhöhte Chromosomenzahl vorkommt. Die erste Frage hat Winkler schon in früheren Arbeiten im Gegensatz zu Strasburger u. a. verneint und gerade der Umstand, daß eine bloße Verdoppelung des Chromosomensatzes weiblicher Gameten nicht genügt, um ihre spontane Weiterentwicklung in allen Fällen zu sichern, hat mich mit zur Annahme veranlaßt, daß durch Heterozygotie, die Vereinigung der Chromosomensätze verschiedener Arten, den Eizellen dieser bei bloßer Verdoppelung mangelnde Anreiz übermittelt werden könnte. In bezug auf die Beantwortung der zweiten Frage hatte ich, wie schon vorher Gates und seither wieder Holmgren, in vergleichender Zusammenstellung der Chromosomenzahlen apogamer Pflanzen und ihrer bisexuellen Verwandten gezeigt, daß sich bei jenen zwar sehr häufig, aber durchaus nicht immer höhere Chromosomenzahlen finden als bei den bisexuellen Arten derselben Gattung. Unter Hinweis auf die vielen Formen, welche trotz doppelter, drei- und vierfacher oder sonstwie erhöhter Chromosomenzahl ihre Sexualität beibehielten, wurde die Annahme ursächlicher Beziehungen zwischen dauernder Parthenogenesis und hohen Chromosomenzahlen nachdrücklich abgelehnt. Diesem Standpunkt schließt sich Winkler an und macht in diesem Zusammenhange noch geltend, daß bis jetzt bei der Vergleichung der Chromosomenzahlen verschiedener Arten in den allermeisten Fällen die gegenseitigen Beziehungen der miteinander verglichenen Chromosomensätze fast durchweg unberücksichtigt geblieben seien. Für die weitere kritische und experimentelle Klärung der Fragen

über die Bedeutung der Chromosomenzahl scheint es ihm unumgänglich, daß das Vorhandensein einer Chromosomenzahl, die n -mal so groß ist, wie die des haploiden Chromosomensatzes, scharf unterschieden werde von dem n -maligen Vorhandensein des haploiden Chromosomensatzes selbst, unbeschadet des Umstandes, daß beides durchaus zusammenfallen könne und sehr häufig auch wirklich zusammenfalle. Er empfiehlt die bis anhin üblichen Ausdrücke haploid, diploid, polyploid usw. ausschließlich im Hinblick auf die Zahlenverhältnisse der Chromosomen zu gebrauchen und andere anzuwenden, wenn ausgesprochen werden solle, daß der haploide Chromosomensatz ein-, zwei- oder mehrmal vorhanden ist. Für den haploiden Chromosomensatz, der mit dem zugehörigen Protoplasma die materielle Grundlage der systematischen Einheit darstellt, führt er den Ausdruck: das Genom ein. Kerne, Zellen und Organismen, in denen dasselbe Genom mehr als einmal in jedem Kern vorhanden ist, sind homogenomatisch, solche die verschiedenartige Genome im Kerne führen, heterogenomatisch. Nach der Anzahl der in den Kernen eines Organismus vorhandenen Chromosomensätze sollen ferner mono-, di-, tri- allgemein polygenomatische Organismen unterschieden werden, wobei zunächst unberücksichtigt bleibt, ob die Genome einander wesensgleich sind oder nicht und sich aus derselben oder aus einer verschiedenen Anzahl von Chromosomen zusammensetzen. Winkler stellt in Aussicht, auf die Gesichtspunkte, die sich aus der Aufstellung dieser und einiger weiterer Begriffe ergeben, an anderer Stelle ausführlicher einzugehen. Ohne Zweifel wird diese Erweiterung der Ausdrucksmöglichkeit in zytologisch-vererbungstheoretischen Fragen allgemein begrüßt werden, machen die neuen Fachausdrücke es doch nunmehr möglich, in aller Kürze z. B. den Unterschied im Chromosomenbestand zwischen einem apogamen Organismus und seinen sexuellen Verwandten, zwischen einem Bastard und seinen Eltern auch dann noch zum Ausdruck zu bringen, wenn ihre Chromosomenzahlen gleich sind.

Das Kapitel „Über Befruchtung als Auslösung der Parthenogenesis“ ist der von Focke als Pseudogamie, von mir als „induzierte apogame Entwicklung“ bezeichneten Auslösung apogamer Entwicklung durch die Bestäubung und ihre Folgen gewidmet. Außer auf die vom Ref. besprochenen Fälle (*Atamosco texana* und die *Rubus*-Bastarde) bezieht sich Winkler auch auf die sich ähnlich verhaltenden *Nicotiana*-Bastarde. In der Besprechung einseitig metromorpher *Lilium*- und Orchideen-Bastarde weist er auf die Möglichkeit hin, daß in all diesen Fällen durch die Bestäubung allerdings apomiktische Vorgänge ausgelöst würden, daß es sich dabei aber keineswegs nur um die einzige Möglichkeit induzierter ovogener Apogamie, sondern z. B. auch um induzierte Adventivembryonen-Bildung handeln könnte. Ebenso sollten seiner Ansicht nach, solange die Ergebnisse zytologischer Untersuchungen noch ausstehen, auch für *Primula kewensis* diese beiden Möglichkeiten apomiktischer Vermehrung offen gelassen bleiben. Dagegen wird

nichts eingewendet werden können. Auch von meinem Standpunkte aus ist das nicht notwendig, da ich für die Angiospermen mit autonomer und induzierter Adventivembryonie dieselbe Entstehungsursache postuliert habe wie für die Apogamen. In der Diskussion einer offenbar mißverstandenen Stelle meiner Ausführungen über induzierte apogame Entwicklung verbreitet sich Winkler sodann darüber, daß in diesen Fällen, vorausgesetzt daß wirklich Embryoentwicklung aus unbefruchteten Eizellen vorliege, der Pollenschlauchreiz keineswegs dem Ei die Fähigkeit zur parthenogenetischen Entwicklung zu erteilen brauche. Diese Befähigung sei schon vorhanden und durch die Bestäubung und ihre Folgen werde nur bewirkt, daß überhaupt eine Entwicklung stattfinde. Die gleiche Ansicht habe auch ich an verschiedenen Stellen ausgesprochen. Die Annahme, daß bei induziert apogamer Entwicklung die Entwicklungsfähigkeit der Eizelle erst durch den Bestäubungsreiz hergestellt würde, hätte sich kaum mit meiner ganzen Anschauungsweise in Einklang bringen lassen. Es schien mir fast selbstverständlich, daß in den Fällen der „Pseudogamie“, die Entwicklungsfähigkeit der Eizellen, wie in denjenigen der autonomen Apogamie auch ohne Bestäubung vorhanden sei und nur die Bedingungen, unter denen sie sich betätigen kann, erst durch den Bestäubungsvorgang und seine Folgen geschaffen werden. Die Ursache der induzierten Apogamie liegt meiner Ansicht nach wie diejenige der autonomen apogamen Entwicklung im heterozygoten Ursprung der betreffenden Pflanzen oder, um mit Winkler zu sprechen, in dem nicht einfach diploiden, sondern heterogenomatischen Charakter ihrer Eikerne.

Nach Ablehnung der bereits besprochenen drei „Ursachen“ der dauernden Parthenogenesis verbleibt Winkler nur noch, die Möglichkeit ihrer Auslösung durch äußere Faktoren zu prüfen. Da über deren Einfluß auf das Zustandekommen von Parthenogenesis bei Pflanzen in den letzten Jahren nichts wesentlich Neues bekannt geworden ist, beschränkt sich diese Besprechung auf die Feststellung des Einflusses äußerer Faktoren auf die tierische Parthenogenesis. Die Tatsache, daß es für immer mehr Tiere, selbst für Wirbeltiere, gelungen ist, Bedingungen ausfindig zu machen, unter denen sich ihre Eier ohne Befruchtung entwickeln, spricht nach Winkler dafür, daß die Befähigung zur Parthenogenesis gewissermaßen in jedem Ei drinsteckt, sich aber nur unter bestimmten äußeren Bedingungen betätigen kann. Bei der künstlichen Parthenogenesis sind diese Bedingungen der verschiedensten Art. Bei der natürlichen Parthenogenesis dagegen müssen offenbar die natürlichen Bedingungen Parthenogenesis auslösend wirken, wobei in jedem Einzelfalle zu untersuchen bleibt, welcher Faktor oder welche Faktorengruppe den eigentlichen Antrieb liefert. In erster Linie ist an Ernährungsverhältnisse und andere stoffliche Einflüsse zu denken. Die Annahme einer Auslösung von Parthenogenesis durch äußere Bedingungen liegt besonders in denjenigen Fällen nahe, in welchen es sich um Eier handelt,

die, wie z. B. diejenigen parasitischer Organismen, nachweislich in starkem Stoffaustausch mit ihrer Umgebung stehen. Von diesem Gesichtspunkt aus wird die Entstehung der Parthenogenese bei Blatt- und Schlupfwespen untersucht und besonders die Bedeutung der Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinne für die dauernde Parthenogenese der Blattläuse betont. Gleichmäßige Ernährungsmöglichkeiten sollen bewirken, daß in wärmeren Gegenden viele Aphiden sich dauernd parthenogenetisch fortpflanzen. Ähnliche Beziehungen zwischen Lebensverhältnissen und dauernder Parthenogenese sind nach Winkler auch bei allen anderen Formen denkbar, für welche er eine Ableitung der dauernden Parthenogenese aus Heterogonie annimmt. Schwerer vorstellbar ist, wie mir scheint, in diesem Zusammenhang die direkte Entstehung aus Bisexualität und ganz undenkbar erscheint mir eine solche ursächliche Verbindung äußerer Faktoren und der von Winkler z. B. für *Nematodes* angegebenen Entstehung dauernder Parthenogenese aus Hermaphroditismus, direkt oder auf dem Umwege über Zwitterigkeit.

Auf die weiteren Theorien, welche biologische Gründe als Ursache der Parthenogenese heranziehen, tritt Winkler nicht näher ein. Sie gründen sich bekanntlich auf die Erwägung, daß Parthenogenese bei den Tieren überall da eingetreten sei, wo es darauf ankam, günstige Lebensbedingungen in kürzester Zeit zu möglichst umfangreicher Vermehrung der Individuen auszunützen. Damit enthalten sie nach Winkler zweifellos manchen wichtigen Gedanken und Hinweis. Nicht zu verkennen sei aber, daß sie nur im Zusammenhang mit der Heterogonie zu besprechen seien und eigentlich nur die Entstehung parthenogenetischer Generationen, nicht aber den völligen Verlust geschlechtlicher Individuen notwendig machen und erklären.

Den Schluß dieses Kapitels bildet die Besprechung eines Umstandes, der häufig mit der Entstehung der Parthenogenese in Zusammenhang gebracht wird: die Sterilität im männlichen Geschlecht, bezw. die Seltenheit oder das völlige Fehlen von Männchen. Was zunächst die diesbezüglichen Verhältnisse im Pflanzenreich anbetrifft, verweist Winkler darauf, daß er schon 1906 die Auffassung abgelehnt habe, daß mangelhafte Ausbildung der Keimzellen im männlichen Geschlecht den Anlaß für die Entstehung der parthenogenetischen Fortpflanzung gegeben haben könne. Von der gleichen Erwägung ausgehend habe ich sodann (1918, S. 286ff.) zu zeigen versucht, daß bei den apogamen Angiospermen häufig dieselben Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Pollenbildung auftreten, die zuerst bei sterilen Bastarden beobachtet worden sind. Gegen die Tatsachen, daß bei den apogamen Monözisten und Diözisten die Fertilität vielfach geschwächt ist, bei den diözischen Formen männliche Individuen fehlen oder sehr selten sind und bei zahlreichen Apogamen Pollensterilität häufig ist, führt Winkler an, daß Pollensterilität nicht immer auf Bastardierung beruhe und anderseits bei einigen Apogamen die Entwicklung der Pollenkörner durchaus „normal“ sei, also außer der Bastardhypothese noch andere Erklärungsmöglichkeiten vor-

handen sein müßten. Dagegen wäre wieder geltend zu machen, daß bis jetzt außer Bastarden und Apogamen keine anderen Angiospermen mit erblicher Pollensterilität und denselben von Generation zu Generation wieder auftretenden Störungen der Pollenbildung bekannt geworden sind. Ferner steht noch nicht fest, ob bei denjenigen Apogamen, bei denen Sporen oder Pollenkörner sich scheinbar normal entwickeln, dieser Entwicklung nicht etwa ein völliges Ausbleiben der Reduktionsteilung vorausgegangen ist, also dieselbe Abweichung vom normalen Entwicklungsgang vorliegt, wie in den ebenfalls nur scheinbar normal entwicklungsfähig gewordenen Embryosackmutterzellen der betreffenden Pflanzen. Sehr verwickelt und noch wesentlich ungeklärt sind nach Winkler die Beziehungen zwischen Parthenogenese und dem Sterilwerden oder Verschwinden des männlichen Geschlechtes bei den Tieren. Die darüber mitgeteilten Daten sind auch noch in keiner Weise geeignet, Licht auf die bei den Pflanzen festgestellten Verhältnisse zu werfen.

— V. —

Im letzten Abschnitt seines Werkes untersucht Winkler, inwieweit die vorangegangenen Erörterungen beitragen könnten, die Begriffsbestimmungen der Parthenogenese und Apogamie schärfer zu fassen.

Er plädiert zunächst für die Beibehaltung der Bezeichnungen „generative“ und „somatische“ Parthenogenese, an deren Stelle auf den Vorschlag von Hartmann neuerdings vielfach haploid und diploid gebraucht worden sind. Hatte Hartmann s. Z. diesen Wechsel damit begründet, daß die neuen Ausdrücke gleich den Inhalt des Begriffes ausdrücken, was bei somatisch und generativ nicht der Fall sei, so kann Winkler nun nachweisen, daß dieser Vorteil in einer ganzen Anzahl von Fällen, nämlich bei heteroploiden Organismen nicht mehr zutrifft, sondern ebenfalls mißverständlich ist. Behoben würden diese Unstimmigkeiten durch Bezeichnungen, welche auf den Kernphasenwechsel selbst Bezug nähmen und andeuteten, daß die eine Art von Parthenogenese mit der für die Haplophase der betreffenden Art charakteristischen Chromosomenzahl, die andere mit derjenigen der Diplophase durchgeführt werde. Auch die von diesen Ausdrücken abgeleiteten Bezeichnungen sind bei Heteroploiden (dazu gehören auch die meisten Apogamen, bei denen zudem der Kernphasenwechsel ganz ausfällt!) noch nicht eindeutig. An deren Stelle müßten daher solche treten, die ungefähr dasselbe besagen, aber sich nicht unmittelbar auf die Chromosomenzahlen beziehen, also z. B. Gamophase für den Abschnitt des Kernphasenwechsels mit reduzierter Chromosomenzahl und Zygophase für den anderen Abschnitt des Kernphasenwechsels, der diejenige Chromosomenzahl aufweist, die normalerweise durch die Befruchtung in der Zygote zustande kommt. Auch diese Ausdrücke befriedigen nicht allseitig, so, daß Winkler vorzieht, seine früheren Bezeichnungen mit schärferer Präzisierung in der Definition beizubehalten.

Unter somatischer Parthenogenesis soll also fortan diejenige Form verstanden werden, bei welcher das Ei mit der für die Zygophase (Diplophase) der betreffenden Art charakteristischen Chromosomenzahl in Entwicklung tritt, während bei generativer Parthenogenesis das Ei die der Gamophase (Haplophase) der betreffenden Art zukommende Chromosomenzahl führt.

Zum Schlusse empfiehlt Winkler, seine frühere Definition und Abgrenzung von Parthenogenesis und Apogamie beizubehalten und die auf Grund der Bastardierungshypothese gegebenen neuen Definitionen des Ref. abzulehnen. Eine Zusammenfassung der in den früheren Abschnitten vorgebrachten Einwände gegen die Bastardierungshypothese begründet diese Stellungnahme. Da hierbei keine neuen Gesichtspunkte mehr zur Geltung gebracht werden, darf auf eine nochmalige Auseinandersetzung der entgegenstehenden Ansichten an dieser Stelle wohl verzichtet werden.

Auf der ersten Seite seines Buches hat Hans Winkler die Forderung begründet, es sei die Bastardierungshypothese von vornherein einer gründlichen Kritik zu unterziehen. Er ist dieser Aufgabe selbst mit sehr großer Sachkenntnis, viel Eifer und ungewöhnlichem Scharfsinn nachgekommen. Dafür bin ich ihm aufrichtig dankbar. Indem sich Winklers Kritik aber gegen eine seiner Ansicht nach noch nicht genügend begründete Theorie richtet, geht sie über meine Absichten und Ziele hinaus. Ich hatte mich mit der Aufstellung einer Arbeitshypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungsforschung begnügt und diese nur deswegen mit so eingehender Begründung veröffentlicht, weil ich die Schwierigkeiten und die lange Dauer der in Aussicht genommenen weiteren Untersuchungen am eigenen Untersuchungsobjekt voraussah und andere Forscher zu ähnlichen Untersuchungen an anderen Objekten anregen wollte. Der Berechtigung der neuen Hypothese tut das Winklersche Buch keinen Eintrag. Es weist keinen Weg, auf welchem die Ursache der Apogamie bei Pflanzen leichter ergründet und experimentelle Erzeugung apogamer Rassen mit mehr Aussicht auf Erfolg versucht werden könnte. Eine wesentliche Förderung des ganzen Problems bringt es dagegen dadurch, daß es durch den Nachweis zahlreicher Fälle dauernden Verlustes der bisexuellen Fortpflanzung im Tierreich und ihres Ersatzes durch Apogamie („dauernde Parthenogenesis“), dessen Umfang bedeutend erweitert und mit den neuen Objekten auch neue Möglichkeiten zu seiner Lösung erkennen läßt.

Zürich, Institut für allgemeine Botanik der Universität, September 1920.

Sammelreferat.

Die neuen Towerschen Versuche an *Leptinotarsa* zur Lösung des Artbildungsproblems.

Von Friedrich Alverdes, Halle a. S.

In einer 1918 erschienenen Veröffentlichung sind die Untersuchungen wiedergegeben, mit deren Hilfe Tower das Evolutionsproblem in Angriff genommen hat. Dieses Werk ist die Fortsetzung der so berühmt gewordenen, 1906 erschienenen Publikation desselben Autors. Hier (1918) wird nur ein Teil der gesamten aus den Kreuzungen gewonnenen Resultate publiziert; man kann der weiteren Veröffentlichung, die sich in Vorbereitung befindet, mit Spannung entgegensehen.

Das 1. Kapitel ist einigen einleitenden Erörterungen gewidmet. Tower stellt sich bei Beurteilung der Lebensvorgänge auf einen streng mechanistischen Standpunkt und faßt sie als den Ausdruck chemisch-physikalischen Geschehens auf. Nicht irgendwelche metaphysischen Zwecke und Ziele leiten Phylogense und Ontogenese, vielmehr ist das Individuum und damit die Rasse und Art lediglich das Ergebnis einer Reaktion von spezifisch wirkenden inneren Agentien und den Faktoren des Milieus. Die „Erbsubstanzen“ sind Träger von nichts als von ihren eigenen Eigenschaften, durch die sie bei Eingreifen in das Reaktionssystem des Organismus jedesmal das spezifische Resultat hervorrufen. Ob eine neue Form lebensfähig ist oder nicht, entscheidet sich in der Natur sehr rasch und nicht nach langem Schwanken.

Im 2. Kapitel wird das zur Untersuchung verwendete Material beschrieben. War der Entschluß gefaßt, eine bestimmte Art zu untersuchen, so wurde das ganze Verbreitungsgebiet derselben gründlich durchforscht, um die Lebensbedingungen und etwaige Varietäten kennen zu lernen. Gleichzeitig wurden lebende Käfer den Laboratorien in Tucson und Chicago eingesandt, um die Eignung der Tiere für das Experiment zu erproben. Tower weist darauf hin, wie wichtig es sei, das Verhalten des Materials in freier Natur genau zu kennen, ehe man daran denken kann, aus den Ergebnissen des Experiments Schlüsse zu ziehen. Es stellte sich heraus, daß eine phänotypisch gleichförmige Art nicht in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet

genotypisch einheitlich zu sein braucht. Vielmehr können Tiere der gleichen Art, wenn sie von verschiedenen Fundstellen stammen, sich im Experiment als genotypisch verschieden erweisen, selbst wenn sie sich äußerlich nicht unterscheiden. Verf. betont daher, seine Angaben bezögen sich jedesmal nur auf eine bestimmte Form von einer bestimmten Lokalität. Als Material dienten Käfer der Gattung *Leptinotarsa* aus der *lineata*-Gruppe. Die verschiedenen Arten werden hinsichtlich ihrer Morphologie und Biologie genau besprochen.

I. Die Organisation der Keimzellen.

Im folgenden Kapitel legt Verf. die Vorstellungen dar, die er sich auf Grund seiner Ergebnisse von der inneren Beschaffenheit der Gameten gebildet hat. Er fand unter den Erbfaktoren keine, die nicht gemendelt hätten; dauernde Mischung alternativer Eigenschaften kam bei Kreuzung nicht vor. Befanden sich die Kreuzungsergebnisse einmal nicht im Einklang mit der Faktorenhypothese, so waren stets irgendwelche Störungen im Medium oder im Organismus nachzuweisen, nach deren Elimination sich wieder Übereinstimmung mit der Theorie ergab. Es wird als ein höchst unglücklicher Gedanke bezeichnet, die „Eigenschaften“ der Organismen als abgegrenzte und gewissermaßen individualisierte Einheiten aufzufassen. Denn die Eigenschaften der belebten wie der unbelebten Körper kommen im Prinzip auf die gleiche Weise zustande. Der Erbfaktor ist ebensowenig Überträger irgend einer Eigenschaft wie Wasser Überträger der Eigenschaften des Eiskristalls.

In einem Experiment zeigten sich 41 Einzelcharaktere, welche sich alternativ verhielten und zum Austausch fähig waren. Diese hätten viele tausend verschiedene Klassen von Gameten und eine ungeheuer große Zahl verschiedener Zygoten ergeben müssen. Es zeigte sich jedoch nur eine geringe Zahl von Kombinationen, da die Mehrzahl der „Agentien“ miteinander gekoppelt ist. („Agents“ nennt Tower die in den Gameten befindlichen chemischen Körper, welche den äußeren Eigenschaften des fertigen Organismus zu Grunde liegen.) Verf. macht selbst auf die Beziehungen seiner Befunde zu den Ergebnissen von Morgan an *Drosophila* aufmerksam.

Bisher ist die Rolle der Umwelt des Keimplasmas für das Zustandekommen resp. Nicht-Zustandekommen mancher Kombinationen, Dissoziationen und Substitutionen des einen Agens durch das andere nicht genügend gewürdigt worden. Manche Bedingungen (z. B. der Zustand des Gewebes und der Flüssigkeiten, welche bei Organismen mit innerer Befruchtung die Gameten umgeben) sind vielleicht für die eine oder andere Reaktion in dem Grade ungünstig, daß dieselbe nicht ablaufen kann. Hiermit hängt das Problem des Dominanzwechsels eng zusammen.

Die Kreuzung aus der Natur stammender Arten ergab einerseits das für Monohybriden bekannte Resultat, wo in F_2 die Elternarten wieder rein

herausspalten. Andererseits geschah es bei Kreuzung der gleichen Arten mit dritten Arten, daß ein, zwei oder zahlreiche Charaktere ausgetauscht wurden (Metathesis). Auf diesem Wege konnten neue Typen entstehen, welche — bei Verlust des einen Teils der Eigenschaften der beiden Stammarten — sich in mehr oder weniger komplizierter Weise aus einer Kombination der übrigen Eigenschaften zusammensetzten. So weist die Kreuzung *L. signaticollis* \times *diversa* ein einfaches monohybrides Verhalten auf, ohne Austausch von Charakteren, während beide Arten in anderen Kreuzungen Austausch von Charakteren zeigen. Die Kreuzung *diversa* \times *deccolineata* ergab in F_1 eine uniforme Nachkommenschaft, welche während der folgenden Generationen konstant blieb. Es war hier eine feste Kombination entstanden, welche sich aus Elementen beider Eltern zusammensetzte und welche sich nicht wieder trennen ließ. Dissoziierbarkeit und Austausch der Charaktere sind also Vorgänge, die nicht ein für allemal in bestimmtem Sinne festliegen, sondern sie können je nach der Beschaffenheit der beiden Gameten, welche zusammengeführt wurden, und je nach der Umwelt des Keimplasmas vor sich gehen oder unterdrückt werden. Nach dieser Vorstellung vollziehen sich also die Reaktionen im Keime prinzipiell nicht anders als die Reaktionen bei anorganischen Körpern, deren Ablauf einerseits von der Natur dieser Körper und andererseits von den äußeren Bedingungen bestimmt wird.

Auf Grund solcher Ergebnisse ist es Tower unmöglich, irgendwie scharf umrissene feste Einheiten anzunehmen, wie bisher gemeinhin die Erbfaktoren aufgefaßt wurden. Bei *L. signaticollis* verhält sich im Kreuzungsexperiment bald die ganze Zeichnung des Pronotums wie eine Einheit, bald erweisen sich einzelne Teile derselben als solche. Innerhalb der Gameten sind also keine festen und diskontinuierlichen Einheiten vorhanden, sondern nur Reaktionssysteme von verschiedener Größe, welche gegebenenfalls zu endloser Teilung befähigt sind. Diese Teilung (Fragmentation) ist abhängig von der Natur des Materials und des Mediums zur Zeit der Kombination. Zum Zwecke der Beschreibung kann man die einzelnen Teile der Systeme, welche sich äußerlich in den Eigenschaften manifestieren, benennen; damit soll aber nicht gesagt sein, daß es sich um tatsächliche unteilbare Einheiten handelt.

Signaticollis, mit *undecimlineata* gekreuzt, zeigt Austausch von Charakteren mit dieser Art; jedoch tritt kein solcher Austausch bei der Kreuzung *signaticollis* \times *diversa* auf; im letzteren Falle funktionieren die ganzen Gameten also als Einheiten. Bei der erstgenannten Kreuzung erfolgt Austausch von Farbflecken und Körperfarbe der Larve, bei bestimmten Kombinationen auch von Antennencharakteren, von Flecken des Pronotums und Eigentümlichkeiten des Körperbaus des erwachsenen Tieres. Der Austausch der Charaktere geschieht nach Tower in den Gameten nicht auf Grund morphologischer, sondern chemischer Vorgänge. Und zwar soll der Austausch der Agentien

sich wie bei chemischen Prozessen vollziehen, z. B. wie bei der Reaktion: $2\text{HCl} + \text{CaCO}_3 = \text{CaCl}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3$. Tower stellt sich also vor, daß, wenn zwei verschieden beschaffene Gameten sich vereinigen, unter Umständen auf Grund chemischer Affinitäten ein Austausch von Teilen dieser Gameten stattfinden kann.

Die bei der Vererbung wirksamen Agentien teilt Tower zunächst in zwei größere Klassen ein: in Grundagentien (basal agents) und entscheidende Agentien (definite agents). Jede dieser beiden Klassen wird wieder in zwei Gruppen geteilt und zwar die Grundagentien in Grundfaktoren (basal factors) und Chromatinrezeptoren (chromatic receptors). Die Grundfaktoren sind wenig zahlreich und vielleicht nichts anderes als jenes Gemisch von Kolloiden, welches die Grundlage der Zellorganisation bildet. Diese Grundfaktoren sind dem Individuum als Ganzem, nicht einzelnen Teilen desselben eigentümlich, können daher auch nicht fehlen oder fragmentiert und ausgetauscht werden. Die Chromatinrezeptoren stellen das Substrat dar, auf dem die Mehrzahl der „Bestimmer“ ihren Sitz findet. Die entscheidenden Agentien, welche jeweils das spezifische Aussehen der Einzelcharaktere hervorbringen, werden eingeteilt in Chromatinbestimmer und cytoplasmatische Bestimmer. Von letzteren gibt es nur wenige; sie treten stets mit den Grundfaktoren zusammen auf. Die ersteren sind die zahlreichsten und diejenigen Agentien, welche bei Kreuzungen ausgetauscht und fragmentiert werden. Der Bestimmer entscheidet durch Zusammentritt mit einem Faktor, welche von mehreren vorhandenen Möglichkeiten verwirklicht wird.

9 Grundfaktoren wurden gefunden (phyletic form, ontogenetic, metabolic, neural, sex, pattern, melanoid color, liquid color, surface color factor). Sie blieben unveränderlich in allen Experimenten und verfielen auch nicht der Fragmentation. Jedem dieser Grundfaktoren entsprechen ein oder zwei Chromatinrezeptoren und jedem dieser letzteren ein oder mehrere Chromatinbestimmer. Von letzteren wurden etwa 50 festgestellt: manche von ihnen erwiesen sich als zur Fragmentation befähigt und ließen sich außerdem verändern. Wir finden (abgesehen von Chromatinbestimmern für Gestalt und Färbung in den verschiedenen ontogenetischen Stadien) solche für Nahrungswahl, Geschlechtstrieb, Reaktion auf Temperatur und Feuchtigkeit, für Überwinterung, Eiablage und den Rhythmus in der Erzeugung der Geschlechtsprodukte.

Bemerkenswerterweise stimmt die Zahl der Grundfaktoren 9 mit der haploiden Zahl der Chromosomen in den Gameten überein; sollte es sich herausstellen, daß jedem Grundfaktor zwei Chromatinrezeptoren entsprechen (wie Tower vermutet), so wäre damit für diese die Zahl 18 erreicht, die mit der Zahl der Chromosomen in der Zygote zusammenfällt. Trotzdem ist Tower der Ansicht, Grundfaktoren und cytoplasmatische Bestimmer seien

im Zellplasma lokalisiert (in the colloidal matrix of the gamete) und nur Chromatinrezeptoren und -bestimmer im Kern (in the nucleus).

II. Kreuzungsexperimente mit *L. signaticollis*.

Mit dem 4. Kap. beginnt die Besprechung der Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten. Bezüglich der Züchtungsmethode wird auf zwei Punkte besonders hingewiesen. Zunächst ist dafür zu sorgen, daß die Tiere stets von unverdorbenen Luft umgeben sind, und dann dürfen ihnen als Nahrung nur lebende, im Wachstum befindliche Pflanzen geboten werden. Die Kreuzung *signaticollis* \times *diversa* ergab, wenn das Material vor Beginn der eigentlichen Versuche 4—6 Generationen hindurch im Laboratorium gehalten worden war, in F_1 durchaus intermediäre Bastarde. In F_2 zeigte sich das Zahlenverhältnis 1:2:1 mit fast absoluter Exaktheit; der Typ der Elternarten erschien mit großer Treue wieder; es hatte kein Austausch von Charakteren stattgefunden. Die ganze Gamete stellt also bei Kreuzung dieser Arten eine Einheit dar.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit des Individuums hängt ab von dem „ontogenetic rate determiner“ (*Ac*); dieser variiert entsprechend den Bedingungen des Mediums und dem Feuchtigkeitsverlust des Körpers des Tieres. *Ac* ist ein cytoplasmatischer Bestimmer und eine Eigentümlichkeit des ganzen Individuums, nicht eines einzelnen seiner Teile. Je nach der Zahl der zur Ontogenese benötigten Tage (z. B. 40 oder 60) wird er *Ac*⁴⁰, *Ac*⁶⁰ usw. benannt. Es stellte sich heraus, daß nur, wenn bei beiden Elternarten *Ac*⁶⁰ vorliegt, die eben mitgeteilten monohybriden Kreuzungsergebnisse zu erzielen sind; eine solche Übereinstimmung bezüglich *Ac* wurde — anfangs unabsichtlich — hervorgerufen, wenn die beiden Arten, die in Gebieten mit verschiedenem Klima zu Hause sind, mehrere Generationen hindurch im Laboratorium unter den gleichen Bedingungen gehalten wurden. Geschah diese mehrere Generationen erfordernde Umgewöhnung nicht, oder wurde im Laboratorium künstlich bei den zu kreuzenden Individuen ein *Ac* von verschiedenem Wert ausgebildet, so traten Zahlen auf, welche man bisher so zu deuten gewohnt war, daß der eine Elter homozygot, der andere jedoch heterozygot sei.

F_1 ergab zur Hälfte typische Heterozygoten, zur Hälfte Individuen, die gemäß ihrer Zeichnung wie reine *sig.* aussahen (*div.* besitzt gestreifte, *sig.* ungestreifte Flügeldecken). Die typischen Heterozygoten spalteten in der folgenden Generation im Verhältnis 1:2:1 und auch die weiteren Generationen verhielten sich bezüglich des Vererbungsmodus durchaus normal. Die wie *sig.* gefärbten Tiere schienen als solche rein weiter zu züchten: Tower nennt sie jedoch „masked heterozygote“, denn durch Körpermessungen konnte er feststellen, daß ihre Nachkommen bezüglich der Körperform mendelten, nur ihre Färbung blieb konstant diejenige von *sig.*

Wird ein Individuum von *sig*-Färbung und *div*-Gestalt mit einem reinrassigen *sig*-Individuum gekreuzt, so läßt sich in F_2 bei einer Anzahl Individuen der Bestimmer für Streifung der Elytren (*V*) wieder äußerlich zur Manifestation zwingen, vorausgesetzt, daß die beiden Rassen Ac^{60} resp. Ac^{38} aufweisen und daß die Aufzucht der folgenden Generationen unter denjenigen Bedingungen geschieht, welche zur Erzeugung von Ac^{38} notwendig ist. Diese Kreuzung wird als *test reaction* bezeichnet. Die Nachkommenschaft derjenigen *div*-Individuen, welche bei dieser Kreuzung das normale Aussehen der Art wiedererlangt hatten, züchteten rein weiter. Bei oberflächlicher Betrachtung erscheinen die „verkappten Heterozygoten“ als konstante Bastardrasse; die biometrische Analyse läßt jedoch bei ihnen den alternativen Vererbungsmodus hervortreten.

Die Arten *sig*. und *div*. besitzen beide den Bestimmer *Pu* für Punktierung und *Elp* für Musterung der Flügeldecken, *div*. allein eigentümlich ist *V* als Bestimmer für Längsstreifung. Während der Züchtungsexperimente konnte *V* im System der Bestimmer seine Stellung ändern, so daß er bald mit *Pu*, bald mit *Elp* als Einheit, bald mit beiden gemeinsam operierte: und zwar hängt *V* bei *div*. sowohl mit *Pu* wie mit *Elp* zusammen, bei den verkappten Heterozygoten dagegen nur mit *Pu*. Im letzteren Falle funktioniert *Pu—V* stets als Einheit, daher unterbleibt eine Aufspaltung hinsichtlich der Flügelzeichnung; bei einer neuauftretenden, konstantbleibenden Form hatten sich *V* und *Elp* zu einer Einheit verbunden.

In der auf die *test reaction* folgenden F_2 -Generation waren infolge der Umlagerungen von *V* außer homozygoten *sig*. und *div*. insgesamt acht verschiedene Typen entstanden. Von diesen stellt die eine eine neue rein züchtende, homozygote Rasse dar (mit *Pu—Elp* als Einheit); zwei Rassen waren dem Augenschein nach *sig*., in Wahrheit jedoch *div*., trugen den *V*-Bestimmer in verschiedener Stellung und züchteten unbegrenzt rein weiter, die eine von diesen beiden Rassen war homozygot, die andere heterozygot (daher „verkappt heterozygot“ genannt). Die fünf übrigen Nachkommentypen waren heterozygot und züchteten nicht konstant. Tower führt die Umlagerungen des *V*-Bestimmers auf chemische Affinitäten zurück, die je nach dem Wert von *Ac* in die Erscheinung treten; dieser letztere Wert variiert, wie bereits mitgeteilt, je nach dem Milieu und ist besonders abhängig von der Wasserabgabe des Tierkörpers.

Verf. weist darauf hin, daß bei weniger eingehender Analysierung die Abweichungen vom Vererbungsschema für Mutationen und für den Ausgangspunkt neuer Elementarrassen gehalten worden wären. Man kann sich vorstellen, daß in freier Natur eine einwandernde Art durch Kreuzung eine einheimische genotypisch verändert, ohne daß dies (wie bei den verkappten Heterozygoten des Experiments) bei derselben im Phänotypus zum Ausdruck kommt. Das Ergebnis der *test reaction* läßt sich folgendermaßen zusammen-

fassen: eine äußerlich rein erscheinende Rasse von *sig.* ergab mit einer anderen tatsächlich reinen Rasse 10 verschiedene Nachkommentypen. Von diesen züchteten fünf rein weiter, vier unter diesen waren homozygot, eine jedoch erwies sich als heterozygot (verkappt heterozygot). Reinzüchten ist mithin noch kein Kriterium für Homozygotie. Tower versäumt es nicht, auf die Beziehungen hinzuweisen, die sich zu den „Mutationen“ von *Oenothera* ergeben.

Bei weiteren Versuchen ließ Tower zwei verschiedene Milieus, die er Klima X und Y nennt, auf die Käfer einwirken. Dieselben waren imstande, den Phänotypus der Kreuzungsprodukte wesentlich zu beeinflussen. Bei Klima X herrschte tags eine Durchschnittstemperatur von 75° F, eine relative Feuchtigkeit von 50 %, des Nachts eine Temperatur von 50° und eine Feuchtigkeit von 80 %. Die Luftbewegung war durchschnittlich 440 Fuß in der Minute; außerdem wurde die Verdunstung gemessen. Bei Klima Y waren die Zahlen für die Temperatur 90 und 75° F, die relative Feuchtigkeit wurde bei Tag und Nacht auf 75 % gehalten, die Werte für Luftbewegung und Verdunstung waren hier auf die Hälfte herabgesetzt. Wenn die Kreuzung *sig.* \times *div.* mit den Werten Ac^{40} resp. Ac^{60} bei Klima X vor sich ging, so resultierten in F_1 keine intermediären Tiere, sondern bereits hier verkappte Heterozygoten, welche konstant weiterzüchteten. Bei Einwirkung des Klimas Y auf ebendieselbe Kreuzung ergab F_1 50 % intermediäre Tiere und 50 % verkappte Heterozygoten, von denen die ersteren in F_2 aufspalteten, die letzteren bezüglich der Färbung konstant blieben und nur hinsichtlich der Körperform aufmendelten. Es genügte, die verschiedenen Klimaarten auf die Eltern während des Wachstums der Keimzellen einwirken zu lassen, um bei dem einen Eisatz die eine, bei dem nächsten die andere Zusammensetzung der Nachkommenschaft zu erzielen. War der Wert für *Ac* bei den Elternarten gleich, so ergaben sich bei Klima X und Y Zahlen wie bei monohybrider Spaltung; in F_2 spalteten die Stammarten unverändert heraus. Je mehr sich die Werte für *Ac* bei den zu kreuzenden Arten näherten, desto mehr näherte sich der Vererbungsmodus diesem letzteren normalen Schema.

Die Kreuzung *signaticollis* \times *undecimlineata* ergibt ein trihybrides Verhalten, wenn bei beiden Elternarten Ac^{60} vorliegt. Die mendelnden Einheiten sind 1. Körperform, Flügelzeichnung usw., 2. Fleckung der Larve und 3. Grundfärbung derselben. In F_1 sind die erwachsenen Tiere intermediär, bei der Larve dominieren die Eigenschaften derjenigen Art, welcher die Mutter angehört. Übrigens kann die Dominanz in F_1 je nach den Bedingungen des Milieus mehr oder weniger abgeändert werden. In F_2 dominieren stets die Eigentümlichkeiten von *und.*, hier zeigt sich echte trihybride Spaltung, nur daß die drei alternierenden Merkmalspaare sich nicht gleichzeitig manifestieren, sondern nacheinander im 2. und 3. Larvenstadium und beim erwachsenen Tier auftreten. Unter den in F_2 erscheinenden Kombinationen

sind acht, welche homozygot sind und unbegrenzt konstant weiterzüchten. Sie weichen durch Verschiedenheiten in dem einen oder anderen Entwicklungsstadium voneinander ab. Der Systematiker, welcher diese Kombinationen in freier Natur finden würde, müßte jede derselben als besondere Art beschreiben; Tower meint, daß manche Art, welche, wie z. B. bei den Culiciden, auf Grund von Abweichungen in den Larvenstadien aufgestellt wurde, vielleicht durch Bastardierung entstanden ist.

War der Wert für *Ac* bei den gekreuzten Elterntieren verschieden, so ergibt F_1 zur Hälfte Tiere von intermediärem Typ, die in der nächsten Generation aufmendeln, und zur Hälfte Individuen, welche äußerlich wie *und.* erscheinen und unbegrenzt rein züchten; bei diesen letzteren hat *Ac* den Wert 70—98 angenommen. Außerdem ergibt diese Rasse nur eine Generation im Jahr, während die beiden Elternarten in der gleichen Zeit deren zwei aufweisen. Dieser neue *und.*-Typ wurde an mehreren Orten Amerikas ausgesetzt und vertrug die verschiedensten Bedingungen ausgezeichnet; er blieb dabei völlig konstant. Der neue Fortpflanzungszyklus schützt ihn außerdem vor Vermischung. Daß es sich trotzdem auch hier um verkappte Heterozygoten handelt, ging aus Körpermessungen hervor, mit deren Hilfe sich Tiere von *und.*, *sig.*- und intermediärer Körperform unterscheiden ließen. Nur bei Einwirkung einer ganz bestimmten Kombination von Milieubedingungen, welche derjenigen in der Wüste ähnlich ist, auf die P- und F_1 -Generation konnten bei der Kreuzung verkappte Heterozygoten \times reine *und.* in F_2 bei manchen Individuen wenigstens die Larveneigentümlichkeiten von *sig.* zum Wiedererscheinen gebracht werden. Bei einer anderen Kombination äußerer Bedingungen konnten dann bei einer Anzahl Exemplare auch die Charaktere der erwachsenen Individuen von *sig.* wiedererweckt werden. Solche Tiere züchteten rein als *sig.* weiter.

Wurde *sig.* \times *und.* (*Ac* 38—40 resp. etwa 62) bei Einwirkung extrem schwankender Milieubedingungen gekreuzt, so traten in F_1 50% normale Heterozygoten auf, dazu zwei Formen verkappter Heterozygoten, von denen die eine der einen Elternart, die andere der anderen glich, jede an Zahl etwa 25%. Die *und.*-ähnlichen verkappten Heterozygoten glichen auch als Larven denjenigen von *und.*, diejenigen der beiden anderen Typen jedoch bezüglich der Färbung denjenigen von *sig.*, hinsichtlich der Fleckung *und.* Die beiden Typen verkappter Heterozygoten züchteten rein weiter; ihre wahre Natur wurde nur durch biometrische Analyse offenbar.

Wurden die *sig.*-ähnlichen verkappten Heterozygoten mit reinen *sig.* gekreuzt, so zeigten sich prinzipiell dieselben Erscheinungen wie bei der test reaction: reine *sig.* \times verkappte Heterozygoten (welch letztere aus *sig.* \times *div.* hervorgegangen waren); insbesondere traten jene Typen auf, bei welchen der V-Bestimmer einerseits mit *Elp*, andererseits mit *Pu* in Beziehung getreten war.

Von besonderem Interesse ist bei diesen Experimenten die Erzeugung dreier Kategorien von Heterozygoten, die sich phänotypisch unterscheiden, genotypisch nicht, oder doch nur insofern, als sie die gleichen Bestimmer aufweisen, welche aber in verschiedener Weise miteinander verbunden sind. Zwei von diesen Rassen züchteten rein, ließen sich aber auch wieder in die Ausgangstypen zerlegen. Waren Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt hoch, Verdunstung und Luftbewegung gering, so ergab *und.* \times *sig.* (nicht die reziproke Kreuzung!) in F_1 Nachkommen von reinem *und.*-Typ, welche konstant weiterzüchteten. Solche Zuchten erwiesen sich als verkappte Heterozygoten. Die Kreuzungen *sig.* \times *und.* ergaben unter den verschiedenen Bedingungen insgesamt zehn reinzüchtende Rassen, von denen acht homozygot, zwei heterozygot waren.

Bei *und.* und *div.* ist der *Ac*-Bestimmer der gleiche, so daß hier bei Kreuzung keine Unregelmäßigkeiten, sondern nur reine Spaltungen vorkamen.

III. Kreuzungsexperimente mit *L. decemlineata*.

In Kap. 5 werden weitere Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten besprochen. *L. diversa* und *decemlineata* unterscheiden sich in vielen Charakteren und insbesondere in der Wahl der Futterpflanze, und auch eine derartige Spezifität wird bei Bastardierung auf die Nachkommenschaft übertragen. Nur zweimal gelang die Kreuzung zwischen diesen Arten und zwar jedesmal zwischen einem *dec.*-♀ und einem *div.*-♂. Die *dec.*-Tiere stammten aus der 12., die *div.*-Tiere aus der 9. Generation reiner Zuchten. Die Bastarde blieben bis in F_6 uniform, sie waren deutliche, aus den Charakteren der Stammarten zusammengesetzte Mischformen: bezüglich Körperform und Zeichnung folgten sie der Mutter, hinsichtlich der Wahl der Futterpflanze und der Dauer der Ontogenese dem Vater. Bei der Kreuzung der neuen Form mit *dec.* gelang es nicht, diese neue Kombination zu brechen; sie sowie reine *dec.* mendelten in F_2 heraus. Es läßt sich also denken, daß auf diesem Wege bei einer Kreuzung in freier Natur eine neue konstante Bastardart entstehen kann. Befont muß werden, daß es sich nach Tower hier nicht um verkappte Heterozygoten handelt, sondern um einen neuen homozygoten Typ.

Bei der Kreuzung *decemlineata* \times *oblongata* waren in F_1 die Larven von *dec.*-Typ; unter den erwachsenen Individuen unterscheidet Tower 9 Formen, welche sich in solche mit *dec.*-, *obl.*- und intermediärer Körperform einteilen lassen. Diesen Charakteren gesellen sich die übrigen Eigentümlichkeiten der Eltern in verschiedener Zusammenstellung hinzu, so daß im ganzen neun Typen entstehen. Die Analyse von F_2 zeigt, daß schon F_1 nicht einheitlich heterozygot, sondern von verschiedener gametischer Zusammensetzung ist. Der *a* benannte Typ mit *dec.*-Körperform läßt unter Umständen in der folgenden Generation mehrere Typen: drei heterozygote und einen homozygot sich verhaltenden, entstehen. Letzterer, mit *dec.* gepaart, ergibt in F_2 neben

einem heterozygoten zwei homozygot erscheinende Typen, unter letzteren einen mit den Charakteren von *dec.*, aber von *obl.*-Körperform. Dieser wurde als permanente, reinzüchtende Kombination erkannt. Bei Kreuzung mit *melanothorax* kann jedoch die *dec.*-Körperform wieder zum Vorschein gebracht werden; bei Kreuzungen mit reinen *dec.*- und *obl.*-Individuen war dies nicht möglich; hier erfolgt in F_2 monohybrides Herausspalten der verwendeten Formen: neuer Typ und *obl.* resp. *dec.* Bei der Kreuzung neuer Typ \times *mel.* erscheinen in F_2 neben heterozygot sich verhaltenden Formen durch Austausch nicht weniger als sechs reinzüchtende neue Typen.

Tower ist der Ansicht, die Körperform komme durch zwei Agentien: einen Formfaktor und einen Formbestimmer zustande. Der neue Typ sei dadurch homozygot geworden, daß der Formbestimmer von *obl.* in den Komplex von *dec.* eingetreten sei. Bei der Kreuzung mit *mel.* geht die *dec.*-Körperform aus der Kombination des *dec.*-Formfaktors mit dem Bestimmer von *mel.* hervor.

In anderen Fällen ergab die Paarung der aus der Kreuzung *dec.* \times *obl.* hervorgegangenen Bastarde vom Typ *a* unter sich keine so komplizierten Spaltungen, vielmehr blieb dann die *dec.*-Körperform bis F_5 und darüber hinaus konstant; andere Charaktere wurden ausgetauscht. Entweder handelt es sich hier um einen Fall verkappter Heterozygotie oder um die tatsächliche Vernichtung der die *obl.*-Form bedingenden Agentien. 60% aller aus der Kreuzung *dec.* \times *obl.* hervorgegangenen *dec.*-ähnlichen F_1 -Tiere sind heterozygot im gewöhnlichen Sinne und verhalten sich bei Fortführung der Zuchten normal.

Andere Individuen, welche aus der Kreuzung *dec.* \times *obl.* hervorgegangen waren, erwiesen sich, wie angeführt, bezüglich der Körperform mehr intermediär, während die übrigen Charaktere der Eltern in variabler Weise bei ihnen auftreten konnten. Sie sind sämtlich typische F_1 -Heterozygoten; die F_2 -Generation mendelt in sehr komplizierter Weise; die gewonnenen Zahlen sind nicht die, welche man erwarten sollte, da die Faktoren bald als Einheiten arbeiten, bald der Fragmentation in kleinere Einheiten verfallen können: Vermischung der Charaktere kommt nicht vor.

Individuen aus der Kreuzung *dec.* \times *obl.*, bei denen die *obl.*-Form dominiert, erwiesen sich ebenfalls als heterozygot. Geschieht die Kreuzung unter konstanten äußeren Bedingungen, so findet bei den Bastarden ein Austausch von nur wenigen Charakteren statt, bei wechselnden Milieuverhältnissen vollzieht sich dagegen eine weitgehende Zerlegung der andernfalls als Einheiten operierenden Charaktere und ein Austausch der so entstandenen kleineren Einheiten. Die Zahlen in F_1 und F_2 waren im allgemeinen sehr kompliziert; je mehr in den folgenden Generationen ein homozygoter Zustand erreicht wurde, um so geringer wurde bei Kreuzung der neugebildeten Typen die Zahl der einzeln operierenden Einheiten: meist handelte es sich dann um

einen mono- und dihybriden Vererbungsmodus. Tower weist auf die Bedeutung dieses Befundes für unsere Auffassung der Entstehung domestizierter Rassen hin.

Zur Kreuzung *dec.* \times *multicaeniata* wurden durch Züchtung genotypisch gereinigte Stämme verwendet, da es sich herausgestellt hatte, daß die in der Natur vorkommenden Individuen nicht einheitlich waren. Die Dominanz von *dec.* in F_1 konnte durch äußere Einflüsse (Trockenheit, hohe Temperatur) gestört werden. Konstante äußere Bedingungen erzeugen in F_2 ein deutliches Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1; Schwankungen derselben lassen dagegen die Heterozygoten sehr stark variieren, so daß die Unterscheidung der drei Naehkommengruppen oft schwer fällt. Die Kreuzung *dec.* \times *melanothorax* ergab dihybrides Verhalten; als alternative Merkmale erschienen 1. die beiden Färbungstypen von Kopf und Pronotum, 2. die übrigen spezifischen Charaktere der Arten. Auch bei der Kreuzung *multicaeniata* \times *oblongata* mußten zunächst einheitliche Biotypen gezüchtet werden, bevor klare Resultate auftraten.

Über die Fruchtbarkeit gekreuzter Arten kommt Tower zu folgenden allgemeinen Schlüssen: 1. dieselbe ist direkt proportional der größeren oder geringeren Ähnlichkeit des *1^o*-Bestimmers; 2. die in F_2 erzüchteten reinen Typen der Stammarten weisen unter sich und mit diesen völlige Fruchtbarkeit auf, auch wenn die Fruchtbarkeit der reinen Elternarten untereinander eine beschränkte ist; 3. Individuen, welche die gleiche Art repräsentieren, ihrer Abstammung nach aber insofern verschieden sind, als sie den nach Kreuzung mit zwei verschiedenen Arten in F_2 wiedererzüchteten Typ dieser Elternart darstellen, besitzen untereinander nicht die gleiche Fruchtbarkeit wie Tiere, die sich aus gleichnamigen Artkreuzungen herleiten.

Die Rasse, welche aus der Kreuzung *div.* \times *dec.* hervorging, erwies sich als völlig resp. fast völlig steril mit anderen Arten, war mithin von diesen physiologisch weitgehend isoliert. Eine derartige Rasse nimmt also nicht von einem einzigen Individuum, sondern von einer ganzen Gruppe solcher ihren Ursprung. Sie ist, sowie sie erscheint, in ihren spezifischen Eigentümlichkeiten völlig fertig, entsteht also nicht durch akkumulative Wirkung der Selektion und Überleben der Passendsten.

IV. Weitere Untersuchungen über Variabilität.

Bisher wurde die Bedeutung der Kombination von Faktoren und Bestimmen (Metathesis) für das Artbildungsproblem besprochen; im folgenden wendet sich Verf. anderen Formen der Variation zu. Im 6. Kap., das einigen einleitenden Erörterungen gewidmet ist, unterscheidet er eine metathetic von einer transmutative heterogenesis; unter letzterer faßt er sowohl milieubedingte wie auch auf genotypischen Unterschieden beruhende Verschiedenheiten zusammen. Mutationen (= sports = sprungartige Veränderungen der „Reaktionsnorm“) sind im vorliegenden Werke nicht behandelt.

Im 7. Kapitel werden mehrere Fragen, die die Variation einfacher Charaktere betreffen, geprüft. Zunächst werden die Farbflecken des Pronotums bei erwachsenen Tieren mehrerer Arten der *lineata*-Gruppe untersucht. Diese Flecken sind stets an ganz bestimmten Stellen entwickelt; viele derselben sind unteilbar und fehlen entweder oder sind als Ganzes vorhanden. Sie sind einer gewissen Variabilität unterworfen, indem sie kleiner oder größer ausfallen, wobei bestimmte Flecken zusammenfließen können. Diese Variationen der Fleckung sind weder allein quantitativer noch allein qualitativer Natur, sondern entstehen auf Grund von Unterschieden in der Menge des Pigments sowohl wie in dessen Anordnung. Daß Übergänge zwischen zwei Zeichnungstypen in dem einen Falle vorhanden sind, in dem anderen fehlen, ist noch kein Grund, um hier die scharf getrennten Kategorien der kontinuierlichen und diskontinuierlichen Variation zu schaffen. Und selbst wo bei Durchsicht größerer Serien einmal eine Diskontinuität in der Zeichnung auftritt, liegen noch keine prinzipiellen Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der Zeichnung vor.

Die Variationsmöglichkeiten sind zahlenmäßig beschränkt (delimited); die Variationen vollziehen sich sämtlich nach wenigen wohlcharakterisierten Richtungen; hieraus geht hervor, daß die Farbflecken keine undifferenzierte Masse sind. Und nicht nur beschränkt sind die Variationen, sondern die Beantwortung äußerer Reize vollzieht sich auf Grund gleicher genotypischer Zusammensetzung bei allen Individuen gleich, also bestimmt gerichtet (determined). Wie bei den Imagines die Fleckung des Pronotums, wird die Farbzeichnung der Larve untersucht.

Weiterhin werden beim erwachsenen Tier einige andere Charaktere analysiert. Die Untersuchung des Körpergewichts befriedigt Tower nicht, da es sich nicht um eine „Einheit“, sondern um eine sehr komplexe Eigenschaft handelt, deren Komponenten gänzlich unbekannt sind. Ebenso komplex ihrem Ursprunge nach und deshalb in gleicher Weise ungeeignet für biometrische Untersuchungen sind nach Tower manche Charaktere anderer sehr beliebter Objekte, wie z. B. der Zuckergehalt der Zuckerrübe.

An reinen Stämmen von *multilineata* wurde der Längen-Breiten-Index des Körpers einer Untersuchung unterzogen. (Selbstverständlich stellen solche züchterisch gereinigten Stämme noch keine „reinen Linien“ dar). Die Variabilität des Index ließ sich nicht auf Milieu oder Ernährung zurückführen, da dieselbe auch im Experiment, wenn die Lebensbedingungen völlig gleichmäßig und optimal waren, die gleiche blieb. Dagegen wurde die Variabilität dadurch erheblich eingeschränkt, daß Tiere von fast identischem Index miteinander gepaart wurden. (Bei den ersten Versuchen waren innerhalb der betreffenden Stämme Tiere gleicher Abstammung ohne Rücksicht auf ihren Längen-Breiten Index zur Paarung verwendet worden). In manchen Fällen ließ sich die Variabilität dadurch vermindern, daß irgendein besonderer

Faktor, dessen Vorhandensein geringfügige Abweichungen des Index wie auch der Zeichnung hervorrief, züchterisch beseitigt wurde.

Im 8. Kapitel wird ein komplizierter Charakter analysiert: die Zusammensetzung des Farbmusters auf dem Pronotum von *multitaeniata* und die Variationen desselben. Der Musterungstyp, die Ausdehnung der einzelnen Komponenten und das etwaige Zusammenfließen derselben wird genau registriert. Die bis 1906 geübte Methode, das Verhältnis der pigmentierten zur unpigmentierten Oberfläche auf einer Skala einzutragen, wurde, weil zu nichts führend, aufgegeben. Das Farbmuster kann von einem als Durchschnitt angenommenen Typ aus nach verschiedenen Richtungen variieren. Dies ergibt bei reihenartiger Anordnung der Variationen für *multitaeniata* ein Schema von der Gestalt eines fünfstrahligen Sterns, dessen einer Arm sich dichotom gabelt. In dieses Schema kann jedes in der Natur gefundene Individuum eingeordnet werden. Die Variationen beruhen auf verschiedenartiger genotypischer Veranlagung: es lassen sich konstant bleibende Biotypen züchterisch isolieren; in der Natur kommen sowohl Homozygoten wie kompliziert zusammengesetzte Heterozygoten vor.

Tower unterscheidet innerhalb der Art *multitaeniata* hinsichtlich der Zeichnung des Pronotums 12 Primärbiotypen, die in ihrer Variabilität ineinander übergreifen, jedoch unbegrenzt rein züchten. Faktoren, welche andere, von der Färbung des Pronotums unabhängige Charaktere hervorrufen, können entweder mehr bei den einen oder bei den anderen Biotypen auftreten (z. B. weisen manche Biotypen nicht den *multitaeniata*-, sondern den *multilineata*- oder den *melanothorax*-Formfaktor auf). Die einzelnen Biotypen bleiben bei unveränderten äußeren Bedingungen ohne Selektion, nur durch Isolation konstant. Bei Veränderung des Milieus variieren einige der Biotypen stark und greifen weit in andere über; der Grad der Variabilität ist bei den verschiedenen Biotypen verschieden. Daß die Biotypen etwas tatsächlich Gegebenes, mit analytischen Methoden Erfassbares sind, steht für Tower fest. Er sieht in ihnen jedoch keine festen Elementareinheiten, sondern faßt sie auf als momentane Pausen in den beständigen Vorgängen der Rekombination, welchen eine jede Organismengruppe unablässig unterworfen ist.

In einer Population von *multitaeniata* kann man durch Selektion leicht eine extreme Rasse schaffen; dagegen ist es unmöglich, auf diesem Wege den einen Biotypus in einen anderen zu verwandeln: wohl aber läßt sich innerhalb des Biotypus die Variabilität an der Plus- oder Minusgrenze halten, solange eine Selektion ausgeführt wird, woraus hervorgeht, daß die unterschiedenen 12 Biotypen noch nicht letzte Einheiten darstellen.

Eine Umwandlung (transmutation) von Biotypen kann durch Einführung eines neuen Bestimmers erfolgen; so kann z. B. der *multilineata*-Formbestimmer den Biotyp 1 der Pronotumfärbung in die Biotypen 9-12 abändern. Die Kreuzung Biotyp 7 \times 12 ergibt durch Kombination der Bestimmer in F_2 und F_3 neben den Elterntypen Biotyp 8; Biotyp 8 \times 9 läßt auf dem gleichen

Wege die Biotypen 7 und 12 entstehen: Biotyp 7 \times 9 ergibt 5 und 10 usw. In der Natur findet eine beständige und unbegrenzte Kombination der Faktoren und Bestimmer statt; aus dieser Mischung gehen immer wieder ganz bestimmte Typen von Farbmustern hervor, so daß an jeder Lokalität eine in bestimmten Grenzen variierende Population vorliegt. Solche Variationen geschehen also durch Metathesis.

In der ersten Veröffentlichung (1906) hatte Verf. den Begriff der „place variation“ aufgestellt, womit die Erscheinung gekennzeichnet wurde, daß der Phänotypus einer Population am gleichen Standort von einer Generation zur anderen, von einer Jahreszeit zur anderen und von Jahr zu Jahr verschieden ausfällt. Als „geographische Variation“ wurden die Unterschiede, welche zur gleichen Art gehörige Populationen an verschiedenen Örtlichkeiten aufweisen, zusammengefaßt. Beide Formen der Variation waren als „somatische“, nicht als „germinale Fluktuationen“ und zwar als Produkt der wechselnden Umweltsbedingungen erkannt worden. So erworbene Charaktere ließen sich nicht erblich fixieren. Die im 9. Kapitel wiedergegebenen Resultate der neuen Untersuchungen bestätigen und ergänzen die früheren Angaben.

Es wurden Populationen von *multitaeniata* und *undecimlineata* in freier Natur von einem Milieu in ein anderes übertragen; dann ließ sich feststellen, daß Biotypen, die in einer Population am ursprünglichen Standort nicht darin steckten, auch am neuen nicht zu finden waren. Selbst eine einheitlich erscheinende, nicht in Lokalrassen geteilte, sogen. gute Art muß also nicht an allen Punkten ihres Verbreitungsgebietes genotypisch gleich sein. Warum das Genotypengemisch an der einen Lokalität ein anderes ist als an der anderen, diese Frage konnte bisher noch nicht in Angriff genommen werden.

In einem Anhang werden die Resultate einer Untersuchung von Breitenbecher: „The Relation of Water to the Behavior of the Potato Beetle in a Desert“ wiedergegeben. Wenn *L. decemlineata* aus dem Grasland, dem normalen Standort, in die Wüste überführt wird, so stellt sich ein neues Stoffwechselgleichgewicht unmittelbar her. Besonders wirkt der Wassergehalt des Bodens und der Luft bestimmend auf die Physiologie der Tiere; nicht anpassungsfähige Individuen fallen der Ausmerzung anheim. Die Zuchten machen dann bezüglich der Entwicklungsdauer der Geschlechtsprodukte, des Zeitpunkts der Eiablage, der Länge der Überwinterungsperiode usw. den Eindruck, als handele es sich um Tiere, die seit langem an das Wüstenklima angepaßt sind.

Literatur.

1. Tower, W. L., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus *Leptinotarsa*. Carnegie Inst. Wash., Publ. 48, 330 S., 30 Taf., 31 Textfig., 1906.
2. Tower, W. L., The Mechanism of Evolution in *Leptinotarsa*. Ibid., Publ. 263, 384 S., 19 Taf., 161 Textfig., 1918.

Referate.

Fruwirth, C. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen.
Bd. IV. Die Züchtung der vier Hauptgetreidearten und der Zuckerrübe. Dritte, neubearbeitete Auflage 1919.

Der zweiten Auflage (1910) von Bd. IV dieses allen Vererbungsforschern und Pflanzenzüchtern auf dem Gebiete der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen unentbehrlichen Handbuches ist jetzt eine dritte Auflage gefolgt, die manche sehr wichtige Erweiterungen bietet. Außer bei den Zuckerrüben (vgl. unten) ist dies besonders der Fall in der allgemeinen Darstellung der Bastardierungszüchtung, die v. Tschermak gegeben hat, denn die allgemeinen Schlußfolgerungen der Faktorenanalyse mit Hinsicht auf die praktische Pflanzenzüchtung treten heutzutage klarer hervor als damals. Die Fälle des scheinbaren Nicht-Mendelns bei Rassenkreuzungen, besonders in bezug auf quantitative Eigenschaften, sind immer genauer analysiert worden, und unter den Forschern ist die Einigkeit immer größer geworden, daß die mendelsche Vererbungsweise fast überall besteht, vor allem bei denjenigen Eigenschaften, die bei der praktischen Pflanzenzüchtung eine Rolle spielen. Eine genauere Auseinandersetzung der Ergebnisse der theoretischen Bastardierungsforschung war also notwendig. Die Darstellung ist in der Hauptsache auf solche Teile der theoretischen Bastardierungsforschung begrenzt, wo die Bedeutung für die Pflanzenzüchtung schon jetzt klar hervortritt. Erwünscht wäre wohl eine ausführlichere Darstellung der auf Grundlage der theoretischen Forschung, besonders der Faktorenanalyse, aufgebauten Prinzipien und Methoden der praktischen Bastardierungszüchtung, ebenso wie in den speziellen Teilen eine Revision der älteren und neueren Korrelationsangaben mit möglichst durchgeführter Unterscheidung zwischen korrelativen Modifikationen und erblichen Korrelationen, einer Unterscheidung, deren prinzipielle Bedeutung allerdings in der allgemeinen Darstellung der Korrelationserscheinungen stark hervorgehoben wird.

In den speziellen Teilen bemerkt man bei den Getreidearten die Berücksichtigung einer großen Anzahl von seit 1910 erschienenen neuen, zum Teil sehr wichtigen Beiträgen zur speziellen Genetik dieser Pflanzen. Vor allem haben sich die Forschungsangaben mit Hinsicht auf physiologische und praktisch direkt bedeutsame Eigenschaften vermehrt.

Die Bearbeitung der Zuckerrübe ist jetzt größtenteils von Roemer übernommen, und zeigt eine teilweise neue Anordnung des Stoffes, in dem nach besonderen Kapiteln über Variabilität, Korrelationen und Vererbung die Durchführung der Züchtung erfolgt. Die Neubearbeitung ist hier unter Berücksichtigung älterer und neuerer Literatur sowie der Fortschritte der allgemeinen Pflanzenzüchtung besonders weitgehend gewesen, vor allem mit

Hinsicht auf den die Untersuchung der Rüben im Laboratorium betreffenden Teil; auch das ganz neu geschriebene, ausführliche und gründliche Kapitel über die Durchführung der gesamten Auslese, mit besonderer Rücksicht auf Nachkommenschaftsprüfung, dürfte dem Züchter sehr willkommen sein.

Nilsson-Ehle.

Kronacher, C. Allgemeine Tierzucht. Zweite Abteilung. Fortpflanzung — Variation und Selektion — Vererbung. Zweite, vermehrte und durchgearbeitete Auflage. Berlin (Parey) 1920.

Die neue Auflage dieses wichtigen Teiles des ersten Bandes des großen Kronacherschen Lehrbuches der allgemeinen Tierzucht stellt ein ausgezeichnetes kurzes Lehrbuch der ganzen Vererbungswissenschaft, speziell für Tierzüchter dar, dem nur die weiteste Verbreitung und ein gründliches Studium zu wünschen wäre. Es ist merkwürdig, wie gänzlich noch immer die praktischen Tierzüchter — bei uns sowohl wie im Ausland — sich der neueren Vererbungswissenschaft gegenüber ablehnend verhalten, hinter selbst geschaffenen Scheuklappen im alten Geleise weiterarbeiten. Und dabei haben doch wohl alle unsere größeren deutschen Tierzüchter das Kronachersche Buch gelesen oder — haben es wenigstens im Schranke stehen.

Freilich ist ja bei den vorwiegend autogamen Kulturpflanzen, wie Weizen, Gerste, Hafer usw., die Umsetzung der Wissenschaft in die Praxis der Züchtung einfach und fast selbstverständlich, für die getrenntgeschlechtlichen Haustiere mit ihrer meist sehr geringen Nachkommenzahl aber ungemein schwierig. Es ist also kein Wunder, daß die Pflanzenzüchtung heute viel weiter fortgeschritten ist, viel wissenschaftlicher arbeitet als die Tierzüchtung. Wenn aber durch das neue Kronachersche Lehrbuch nur wenigstens das eine erreicht wird, daß die Tierzüchter lernen, den Wert der Zuchttiere im wesentlichen nach ihrer Nachkommenschaft zu bemessen — auf den Genotyp statt auf den Phänotyp zu sehen — und bei allen andern züchterischen Maßnahmen sich darüber klar sind, daß fast alle Rassenunterschiede nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden, dann ist schon viel gewonnen.

Baur.

Morgan, Th. H. The physical Basis of Heredity. 305 pages, with 117 illustrations. Philadelphia u. London 1919. (Deutsche Ausgabe: Die stoffliche Grundlage der Vererbung. ca. 350 S., mit 118 Abb. Berlin 1921, Verlag von Gebrüder Borntraeger).

Seit meinem ersten Sammelreferat über die Vererbungsexperimente Morgans und seiner Mitarbeiter an *Drosophila* (Bd. 20 dieser Zeitschrift), in dem die bis einschließlich 1916 erschienene Literatur berücksichtigt werden konnte, ist eine große Zahl zum Teil sehr wertvoller neuer *Drosophila*-Arbeiten erschienen, über die in einem zweiten Sammelreferat berichtet werden soll. Bei dieser Gelegenheit wird auch auf das vorliegende zusammenfassende und grundlegende Werk Morgans, das mir einer deutschen Ausgabe wert erschien, genauer zurückzukommen sein. Hier möge deshalb eine kurze Anzeige genügen.

Morgan unterscheidet sechs Grundprinzipien der Vererbung: das Prinzip der Spaltung und das der freien Kombination, das Prinzip der Koppelung und das des Faktorenaustausches („Crossing-over“), das Prinzip der linearen Anordnung der Gene und das der begrenzten Zahl der Koppelungsgruppen. Von

diesen sechs Grundprinzipien wurden die beiden ersten von Mendel entdeckt und bedürfen keiner näheren Erläuterung mehr. Die übrigen vier haben sich in der Hauptsache aus den Untersuchungen Morgans und seiner Schule ergeben. Das Prinzip der Koppelung schränkt den Geltungsbereich des Prinzips der freien Kombination ein. Nur die Faktoren zeigen freie, d. h. voneinander unabhängige Kombination, die in verschiedenen Chromosomenpaaren lokalisiert sind, im gleichen Chromosom liegende Faktoren sind gekoppelt. Dem Prinzip der Koppelung wirkt wiederum entgegen das Prinzip des Faktorenaustausches. Homologe Chromosomen können Stücke miteinander austauschen, und dadurch wird die Koppelung unterbrochen. Der Austausch geht in ganz bestimmter Form vor sich, eine Form, die nur unter der Annahme einer linearen Anordnung der Gene im Chromosom verständlich ist. Das sechste Prinzip schließlich besagt, daß die Zahl der Koppelungsgruppen bei jeder Spezies begrenzt ist entsprechend der Zahl der Chromosomenpaare.

Ob den vier von Morgan formulierten Prinzipien Allgemeingültigkeit zukommt, wie Morgan annimmt, und sie zusammen mit den beiden Mendelschen Prinzipien zum Range von Naturgesetzen erhoben werden können, muß die zukünftige Forschung lehren. Bisher ist ja *Drosophila* das einzige Objekt, bei dem eine derart weitgehende Analyse der Vererbungserscheinungen hat durchgeführt werden können. Immerhin ist bemerkenswert, daß die bisherigen, an anderen Objekten gewonnenen genetischen Erfahrungen nicht gegen die Richtigkeit eines der Morganschen Prinzipien sprechen. Gegen das Prinzip der Koppelung und das der begrenzten Zahl der Koppelungsgruppen dürfte sich auch kaum ernstlicher Widerspruch erheben. Wer die Chromosomen als die Träger der mendelnden Gene betrachtet — und welcher Genetiker könnte sich heute dieser Anschauung noch verschließen? —, und mit der Mehrzahl der Zytologen auf dem Boden der Individualitätshypothese steht, für den ist die Koppelung der in einem Chromosom liegenden Faktoren eine ebenso selbstverständliche Forderung wie die Begrenzung der Zahl der Koppelungsgruppen entsprechend der Zahl der Chromosomenpaare. Was allerdings den Faktorenaustausch und die lineare Anordnung der Gene anbetrifft, so bieten sich hier der Kritik eher Angriffspunkte. Daß bei *Drosophila* im weiblichen Geschlecht ein Austausch homologer Gene zwischen homologen Chromosomen stattfindet, kann angesichts der Resultate Morgans schlechterdings nicht in Abrede gestellt werden. Über das Wie des Austausches herrschen indessen noch viele Zweifel. Die Zytologie vermag uns bisher keinen auch nur einigermaßen sicheren Aufschluß zu geben. Und hinsichtlich der genetischen Erfahrungen muß zugegeben werden, daß die *Drosophila*-Arbeiten der letzten Jahre zu einer weitgehenden Komplikation der Crossing-over-Theorie geführt und die Aufstellung einer Reihe von Hilfhypothesen nötig gemacht haben. Es kann nach diesen Ergebnissen der letzten Jahre keine Rede mehr davon sein, daß der Austausch auf der mathematischen Basis vor sich geht, die ich selbst auf Grund der Kenntnis der bis 1916 erschienenen Arbeiten glaubte annehmen zu dürfen (Crossing-over-Theorie oder Reduplikationshypothese? Diese Zeitschr., Bd. 22). Auf den Austausch sind Faktoren mannigfacher Art, äußere wie innere, von starkem Einfluß. Der Austausch ist, um nur zwei äußere Faktoren zu nennen, abhängig von der Temperatur und dem Alter der Individuen. Weiterhin hat sich die Annahme nötig erwiesen, daß es bestimmte Gene gibt, die den Austauschprozentsatz zu erhöhen bzw. zu vermindern oder den Austausch gänzlich zu verhindern imstande sind, sei es im ganzen Chromosom, in dem sie lokalisiert sind, sei es in gewissen Regionen. Ohne hier weiter auf Einzelheiten eingehen zu

wollen, sei nur noch so viel bemerkt, daß, so sehr auch die jüngsten Resultate zur Vorsicht mahnen bezüglich der Details des Austausches, die Crossing-over-Theorie in ihrem wesentlichen Kern unberührt bleibt. Wenn in einem Chromosom infolge der Wirksamkeit bestimmter Gene oder infolge irgendwelcher anderer Einflüsse der Austausch an dem einen Ende des Chromosoms ein ganz anderer ist als in der Mitte oder an dem anderen Ende des Chromosoms, so ist natürlich der aus dem Austauschprozentsatz errechnete Abstand der einzelnen Faktoren voneinander ein sehr relativer Begriff. Aber wesentlich ist für uns ja nicht die Kenntnis der wahren Entfernung der Gene voneinander, sondern der gegenseitigen Lage der Gene, und diese erscheint auch unter der Wirksamkeit der genannten äußeren und inneren Faktoren unverändert.

Die Darlegung der sechs Grundprinzipien der Vererbung nimmt den größten Teil des Morganschen Werkes ein. Es schließen sich an zwei Kapitel über die Vererbung durch das Zytoplasma und über „mütterliche Vererbung“. In den beiden Schlußkapiteln wird die korpuskuläre Vererbungstheorie und die Natur der Gene sowie die Mutationsfrage nochmals einer zusammenfassenden Betrachtung unterzogen, Kapitel, die mir besonders viel Wertvolles zu enthalten scheinen: auch auf sie wird noch zurückzukommen sein.

Nachtsheim.

Reinke, J. Kritik der Abstammungslehre. Leipzig 1920 (Barth). kl. 8°. 133 S.

„Die Abstammungslehre ist eine Pandorabüchse voller Fragen, Voraussetzungen, Hypothesen.“ Eine große Zahl solcher Fragen, Voraussetzungen und Hypothesen nimmt Reinke in dem vorliegenden anregend geschriebenen Buche kritisch vor, zwar als unbedingter Anhänger des Entwicklungsgedankens, aber mit dem Bestreben, „die sich der Lehre entgegenstellenden Schwierigkeiten nicht zu verkleinern oder zu verschleiern, sondern sie gewissenhaft zu prüfen.“

Es würde viel zu weit führen, auf die vielen angeschnittenen Teilfragen einzugehen, aber es sei dem Ref. gestattet, an einem Einzelfall zu zeigen, daß die Skepsis auch eines so vorsichtigen Kritikers wie Reinke doch auch einmal zu weit gehen kann.

Reinke lehnt im wesentlichen die Darwinsche Selektionstheorie ab. Insofern er dabei im Auge hat, daß bei Darwin auch lamarckistische Gedanken eine große Rolle spielten, und daß er sehr wesentlich mit der Vererbung von Modifikationen rechnete, die durch den Einfluß der Umwelt ausgelöst werden, stimmt auch Ref. dieser Ablehnung zu. Es bleibt aber auch dann immer noch der eigentliche neue Gedanke Darwins übrig, eben der Gedanke der Selektion von an sich richtungslosen erblichen Varianten. Schon wenn die folgenden beiden Voraussetzungen richtig sind, 1., daß eine ausgiebige erbliche richtungslose Variation stattfindet und 2., daß mehr Lebewesen erzeugt werden, als erhaltbar sind, dann muß eine Evolution erfolgen. Wenn diese beiden Voraussetzungen erfüllt sind, dann ist wenigstens der Schluß, daß die heute lebenden Organismen einer Evolution unterliegen, einwandfrei, und der Schluß, daß eine Evolution auch schon in früheren Perioden der Erdgeschichte stattgefunden habe und daß die Mannigfaltigkeit der heute lebenden und der ausgestorbenen Organismen auf diese Weise zustande gekommen sei, ist dann ebenfalls so begründet wie überhaupt nur irgend eine andere Schlußfolgerung in der Biologie. Daß die zweite Vor-

aussetzung: „Erzeugung von mehr Nachkommen als erhaltbar sind“, zutrifft, gibt auch Reinke ohne weiteres zu. Dagegen haben falsche Schlußfolgerungen aus den umfangreichen „exakten“ Vererbungsversuchen der letzten Jahre bei Reinke wie bei so vielen andern Biologen den Gedanken aufkommen lassen, daß die erste Voraussetzung: „dauernde ausgiebige allseitige erbliche Variation“ nicht erfüllt sei. Zwei heute weit verbreitete Lehrmeinungen haben hier viel Unheil angerichtet. Zunächst die Vorstellung von der „Konstanz der reinen Linien“ und dann die Meinung, daß die Kombination nach Kreuzungen die alleinige oder doch fast alleinige Ursache erblicher Variationen sei. Beide Lehrmeinungen sind nach Ansicht des Referenten falsch. „Reine Linien“ im Sinne der Definition dieses Begriffes gibt es bei den Organismen, an denen dieser Begriff abgeleitet worden ist, und mit denen man immer experimentiert hat, überhaupt nicht. Und von einer „Konstanz“ der auf irgend eine Weise isolierten, sehr weitgehend oder ganz homozygotischen Stämme ist gar keine Rede! Man stellte immer wieder die Behauptung auf, daß erbliche Variationen an Zahl und Umfang sehr unbedeutend seien, wenn man Kreuzung als Ursache ausschließe. Diese Behauptung entbehrt aber jeden Beweises. Es ist vielmehr leicht zu zeigen, daß sie falsch ist. Nach Ansicht des Ref. hat bisher jeder sorgfältig durchgeprüfte Organismus, auch ohne daß frühere Kreuzungen daran schuld sein können, in so großer Häufigkeit und in so großem Umfange erblich variiert, daß er einer natürlichen Selektion und einer Evolution unterliegen muß. Die Evolution auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl ist nach Ansicht des Ref. eine ohne weiteres zu konstatierende Tatsache und keine Hypothese.

Wenn Forscher wie Lotsy, Heribert-Nilsson, z. T. wohl auch Renner und viele andere die erbliche Variation ganz oder fast ausschließlich als Kreuzungsfolgen, als Kombinationen auffassen, so ist das nach des Ref. Meinung ein Fehlschluß, dem wohl jeder leicht unterliegt, der einmal mit aufspaltenden Spezieskreuzungen gearbeitet hat. Auch der Ref. hat diese Phase durchlaufen, diesen gleichen Fehlschluß früher gemacht und hat die Wichtigkeit der nicht durch Kreuzung bedingten erblichen Variation unterschätzt. Gewiß, die Kombinationen nach Kreuzungen geben zwar eine ungeheuer große Variationsmöglichkeit, aber nicht die einzige. Die erbliche Variation aus andern Ursachen, die zunächst durch Reichhaltigkeit der Kombinationen ganz verdunkelt wird, besteht außerdem und ermöglicht überhaupt erst die Kombinationen, sie ist das Primäre, schafft erst die Steine für die Mosaikarbeit der Kombinationen.

Es würde hier zu weit führen, diesen Gedanken länger auszuspinnen, es kam mir nur darauf an, zu betonen, daß durchaus nicht alle Vertreter der experimentellen „exakten“ Vererbungsforschung so große Skeptiker dem Darwinismus oder sagen wir besser dem Neodarwinismus gegenüber sind, wie allgemein geglaubt wird.

Baur.

Stackman, E. C., Parker, J. H. and Piemeisel, J. F. Can biologic forms of stem rust on wheat change rapidly enough to interfere with breeding for rust resistance? Journal of Agricultural Research. Vol. 14 (1). 1918. pp. 111—122.

It will be recalled that Pole Evans found that when immune and susceptible wheats were crossed, the resulting hybrid was more susceptible to *Puccinia graminis* than the susceptible parent, and that the parasite had, by its growth on the F_1 hybrid, acquired the power of attacking the immune

parent; that the F_1 hybrid was, in fact, a bridging host. It was to test the validity of this notion of a bridging host that the above experiments were designed. The authors worked with *P. graminis tritici-compacti* and the cereals used were Haynes Bluestem Wheat, Manchuria Barley, Swedish Rye, and Improved Ligowa Oats. Attempts were made, extending over several years, to change the parasitic propensities of *P. graminis tritici-compacti*, both by the use of alleged bridging hosts, and by growing the rust for a period of time on an uncongenial host. The authors' summary is as follows:

(1) *P. graminis tritici-compacti* was confined to barley and resistant wheat for a number of successive generations, but it did not acquire increased virulence for these hosts.

(2) The parasitism of *P. graminis tritici-compacti* was not changed by bridging hosts or by association with a given host.

(3) Susceptible plants of the F_1 generation of the cross Haynes Bluestem \times Kubanka did not enable the rust to infect seedlings of the resistant parent normally, or to infect the susceptible parent more virulently.

(4) The culture of stemrust on susceptible plants of the F_2 generation of the cross White Spring emmer \times Marquis had no appreciable effect on the parasite.

(5) Negative results were obtained in attempting to alter the infection capabilities of the rust by growing it for a generation on susceptible F_2 plants of the cross Marquis \times Kubanka.

(6) F_2 hybrids of the cross Haynes Bluestem \times Kubanka were apparently homozygous for morphological characters, but heterozygous for the character of rust resistance. Susceptible hybrid plants did not act as bridges for the rust.

(7) The resistance of wheat varieties may vary in different regions because of the presence of different strains of rust.

(8) There seems to be little basis for the belief that hybrids between resistant and susceptible varieties will exert a harmful final effect by increasing the virulence and host range of stemrust.

M. S. Pease, Cambridge.

Hertwig, Paula. Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Zentralblatt. 40. S. 145—174.

Die Abhandlung bringt unter besonderer Berücksichtigung der Chromatin-Verhältnisse eine übersichtliche gedrängte Darstellung der bisher bekannten Tatsachen über Parthenogenese.

A. Zunächst werden die Fälle künstlicher Entwicklungsanregung bei Tieren betrachtet. Anregung durch chemische Mittel (Loeb, Delage u. a.), durch physikalische Mittel (Anstich u. a.), durch biologische Mittel (Be-fruchtung mit radiumbestrahltem Samen).

Die Chromosomenzahl, haploid oder diploid, steht in Beziehung dazu, ob der künstliche Eingriff Eier mit schon reduziertem oder noch nicht reduziertem Chromosomenbestand trifft. Darnach entstehen haploide oder diploide Keime und unterscheidet P. Hertwig haploide und diploide Parthenogenese.

Die Verf. erörtert eingehend die Frage, ob derartig parthenogenetisch entstandene haploide Organismen zu geschlechtsreifen Tieren heranwachsen können. Versuche, solche haploide Individuen sonst diploider Formen hoch zu züchten, haben bisher höchst geringen Erfolg gehabt (Seeigel, *Rhabditis*

pellio nach P. Hertwig, Fische, Frösche). Dies sei nicht in Zuchtfehlern, sondern in mangelhafter Lebensfähigkeit begründet, und zwar beruht diese nach G. Hertwig auf dem Mißverhältnis zwischen der haploiden Chromatinmenge und der auf einen diploiden Chromosomenbestand normierten Dottermenge. Nach Beobachtungen des Ref. an Tritonmerogonen scheint allerdings diese Erklärung nicht für alle Fälle zureichend zu sein.

B. Die natürliche Parthenogenese zeigt mehrere Parallelen zu der künstlich-parthenogenetischen Entwicklung. Es gibt zahlreiche Formen mit diploid-parthenogenetischer Entwicklung, wobei der diploide Bestand ähnlich wie bei der künstlichen diploiden Parthenogenese auf verschiedenen Wegen erreicht wird.

Ähnliche Parallelen finden sich, wie die Verf. ausführt, auch bei Pflanzen und auch hier führt Parthenogenese mit wenigen unsicheren Ausnahmen nicht zur Entwicklung haploider Individuen, vorausgesetzt, daß die Normalzahl wie bei höheren Pflanzen die diploide ist.

Im Gegensatz dazu sind Fälle von natürlicher Parthenogenese mit haploider Entwicklung bei Hymenopteren und Rotatorien bekannt. Es ist jedoch die Frage, ob die haploide Chromosomenzahl während der weiteren Entwicklung parthenogenetischer Hymenoptereneier beibehalten wird. Dieser Frage ist der letzte Abschnitt der Arbeit gewidmet. Chromosomenzählungen und Kernmessungen haben diskordante oder nichts beweisende Resultate ergeben. Die Beobachtungen, wonach in der Spermatogenese die Chromosomenreduktion zu fehlen scheint, sind ebenfalls nicht unwidersprochen geblieben und auch sonst nicht eindeutig.

Baltzer.

Levy, F. Die Kernverhältnisse bei parthenogenetischen Fröschen. Ein Beitrag zur Physiologie und Pathologie der Zelle. Sitzber. preuß. Akad. d. Wiss. phys.-math. Kl. XXIV. 1920. S. 417—425.

Der Verfasser untersuchte die Chromosomenbestände von Froschkeimen, die aus Eiern hervorgingen, die nach Bataillon durch Anstich mit Platin-Iridium-Nadel zu parthenogenetischer Entwicklung veranlaßt worden waren. Die Furchung solcher Eier verläuft meist pathologisch (Barockfurchung): nur selten sind die ersten Furchen normal und auch dann oft von anormalen gefolgt. Kaum mehr als 1% aller Keime überwindet die Gastrulation und liefert Larven, meist Anomalien (Hemineurulae, Verdoppelungen, Bauchwassersucht, Asymmetrien). Diese Tiere sind, entgegen den bisherigen Annahmen, in ihrem Chromosomenbestand, nur ganz vereinzelt haploid (12 oder 13 Chromosomen), oder diploid (24 oder 26 Chromosomen), in den meisten Fällen aber poikiloploid: d. h. sie besitzen weder den einfachen, noch den doppelten, sondern verschiedene mittlere Chromosomenbestände. Die Asymmetrie solcher Individuen soll mit den Chromatinverhältnissen in Beziehung stehen. Die Chromosomenzahlen — meistens aus der Kerngröße erschlossen — und die Zellengrößen der verschiedenen Körpergrößen wichen häufig erheblich voneinander ab.

Die große Sterblichkeit der parthenogenetischen Larven erklärt sich nach Levy aus der poikiloploiden Beschaffenheit ihrer Kerne. Ebenso wurden bestimmte Anomalien als Folgen anormaler Chromosomenbestände betrachtet. Die Verhältnisse sind ähnliche wie bei dispermen Keimen.

Außer poikiloploiden Eiern kommen nach Levy auch poikiloploide Spermien vor, über deren Befruchtungsfähigkeit jedoch abgeschlossene Versuche noch ausstehen.

An diese tatsächlichen Befunde schließt der Verf. eine programmatische Übersicht über die Entstehung und Folgen der Poikiloploidie. Entstehungsursachen sind: Unterbleiben der Plasmateilung, asymmetrische Mitosen und Karyomerie. Als pathologische Folgen der Poikiloploidie werden genannt: Wachstumsstörungen, Spina bifida, Tumoren.

Baltzer.

Gottschick, F., Steinheim a. A. (Württemberg). Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. Jenaische Zeitschr. Bd. 56. Heft 2. 1920. S. 155—216. 3 Taf.

Plate, L., Bemerkungen über die deszendenztheoretische Bewertung der Umwandlungen von *Planorbis multiformis*. Ebenda. S. 217—224.

Als eins der beweisendsten Beispiele für die Umbildung der Arten gilt bekanntlich *Planorbis multiformis* Bronn im mittleren miozänen Süßwasserkalk von Steinheim in Württemberg. Ausführungen des Forstmeisters F. Gottschick, dem das Phyletische Museum in Jena eine prächtige Stufenreihe des *Planorbis multiformis* verdankt, und ergänzende Betrachtungen von Prof. L. Plate können die herrschende Auffassung teils bestätigen, teils von verschiedenen ökologischen und deszendenztheoretischen Gesichtspunkten beleuchten und auch einschränken. Jene Stätte, führt Gottschick aus, war eine etwa kreisrunde Senke von 100 m Tiefe und 4 km Durchmesser in der damals steppenartigen Hochebene des oberen weißen Jura, darin Wassertümpel mit Pflanzenwuchs und einer reichen Molluskenfauna von etwa 20 Arten, darunter übrigens eine von unserer heutigen *Aplexa hypnorum* L. kaum unterscheidbare. *Planorbis* (*Gyraulus*) *multiformis* war in drei ineinander übergehenden Formen vertreten: *applanatus* Thomae, *dealbatus* Sandberger und *kleini* Gottschick u. Wenz. Diese Art war also schon damals sehr variabel. Über den Ablagerungen dieser ersten Gewässer in jener Senke liegen Ablagerungen mit einer stark verminderten Fauna: nur noch jene drei *Planorbis*, eine unserer heutigen *Limnaca ovata* Müll. nahestehende *Limnaca dilatata* Noulet und *Pseudamnicola pseudoglobulus* d'Orb. haben sich erhalten, auch diese haben sich mehr oder weniger verändert. Die schalige Struktur von Sprudelkalkfelsen in den Schichten mit der veränderten Fauna, viel Arragonit und linsenförmig aufgelagerte Kieselsäure läßt mit Sicherheit auf das für Hilgendorf noch unerkannt gewesene Auftreten heißer Quellen schließen. Hilgendorf hatte jedoch die Formenreihen der Planorben richtig entwickelt. Gegner, die in den *Planorbis multiformis*-Formen nebeneinander vorhanden gewesene verschiedene Arten und Gattungen erblickten wollten, waren nicht scharf genug darauf bedacht, nur ganz ungestörte Schichten zu untersuchen. Die erwähnten drei Urformen des *Planorbis multiformis*, die übrigens auch anderwärts in Tertiärschichten vorkommen, kleine ober- und unterseits eingesenkte Tellerschnecken, sind untereinander unterscheidbar durch verschiedene Grade der Abschrägung der Umgänge von oben her und mithin verschieden starke Ausbildung einer unteren Kante. Mitunter sind die Gehäuse — bei jeder der drei Formen kann das vorkommen — oberseits fast eben: mitunter sind die Umgänge prall gewölbt und bilden dann eine obere Kante neben der unteren: letzteres kehrt wieder im Falle der Abplattung von oben her: auch kann oberseits eine leichte Furche auf dem Umgang auftreten.

Ausbildung der Warmwasserformen. Wohl hauptsächlich aus *kleini*, der Form mit den gerundetsten Umgängen, und deren Übergängen zu

dealbatus, der mittleren von jenen dreien, und am wenigsten aus *applanatus*, der kaum wesentlich fortgelebt zu haben scheint, gingen die meisten als *steinheimensis* Hilgendorf zu bezeichnenden Stücke hervor durch Zunahme an Größe, Schalendicke und Platteit der Oberseite der Umgänge sowie weniger tiefe Einsenkung der Mitte der Oberseite. Auch *steinheimensis* variiert stark. Ihre Unterformen gehen in den folgenden Schichten allmählich in *tenuis* Hilgendorf über durch völlige Abflachung der Umgänge, Einfurchung auf deren Oberseite, Ausbildung einer oberen stumpfen und Verschärfung der unteren Außenkante und mitunter schon fast ebene Oberseite des Gehäuses, auch werden die Gehäuse schließlich wieder kleiner und zierlicher. Rasch wird aus *tenuis* sodann *sulcatus* Hilgendorf: daß die Gehäuse oberseits nicht mehr eingesenkt sind, wird zur Regel. Obere Außenkante noch stumpf, untere wulstig gekielt, Gehäuse stark involut, oberseits läuft der Naht entlang ein starker Wulst. Die wenig mächtigen Sulcatusschichten gehen nach oben ganz allmählich in die mit *discoideus* Hilgendorf (*planorbiformis* Klein) über: das Gehäuse wird weniger involut, mit flacherem Längswulst und schärferer oberer Außenkante, und nimmt dabei allmählich stark an Größe zu. Aus *discoideus* wird *trochiformis* v. Zieten, mit kegelförmigem Gewinde. Anfangs sind solche stark vermischt mit skalariden *planorbiformis*, die später nachlassen.

Aus *trochiformis* wird rasch und plötzlich, obschon alle Übergänge nachweisbar sind, *oxystomus* Hilgendorf, indem das Gewinde wieder niedriger wird. Aus dieser Form wird *revertens* Hilgendorf, deren Stücke zum Teil in vieler Hinsicht zu den Formen von *steinheimensis* und *kleini* zurückkehren.

Zum Schluß beginnt noch einmal eine Aufwärtsentwicklung: wieder höhere und gewölbtere Umgänge, ein starker Wulst an der Naht und neben ihm eine Furche an den großen und dickschaligen Gehäusen und Erhöhung der mittleren Umgänge gegenüber den äußeren kennzeichnet *supremus*, die letzte Entwicklungsform der Hauptreihe.

Neben dieser Hauptreihe gibt es zwei Nebenreihen: kleine *steinheimensis* werden zu *minutus* Hilgendorf, aus ihnen wird in der Zeit der oberen *planorbiformis costatus* Klein, mit Rippenstreifung, aus ihnen hauptsächlich in der Oxystomuszeit *creescens* Hilgendorf, indem das Gehäuse größer und zugleich enger gewunden wird. Ähnlich wie *revertens* zur Urform *kleini* zurückkehrte, werden einige Formen des *creescens* dem anfänglich genannten *applanatus* ähnlich. Die zweite Nebenreihe besteht darin, daß aus *steinheimensis involutus* Hilgendorf die Form *kraussi* Hilgendorf wird, mit überaus rasch zunehmenden, wenigen Umgängen und weiter Mündung. *Kraussi* läuft in manchen Stücken dem Entwicklungsweg *steinheimensis*—*tenuis*, in manchen dem Weg *planorbiformis*—*trochiformis* parallel, wodurch manche Stücke unsicher bestimmbar werden.

Unter den beiden anderen Schneckenarten der Warmwasserschichten stirbt *Limnæa dilatata* Noulet nach manchen Veränderungen in den Trochiformisschichten aus. *Pseudamnicola pseudoglobulus* d'Orb. (*Gillia utriculosa* Sandb.) verändert sich nach zweierlei Richtungen, nähert sich von der Oxystomuszeit an wieder der Urform und in der Supremuszeit wieder den Formen, die sie in der Planorbiformis- und Trachiformiszeit hatte, läuft also im wesentlichen dem *Planorbis multiformis* parallel auf und ab.

Da sich die erwähnten Spuren heißer Quellen von der Zeit an finden, wo die ersten Veränderungen stattfanden, müssen die heißen Quellen die Ursache mindestens der ersten Umbildungen gewesen sein. Die höhere Wassertemperatur rief also die größeren und dickschaligeren Gehäuse des *Planorbis steinheimensis* hervor, auch wohl die Platteit der Oberfläche, die bei

dieser Form schon beginnt. Die Abplattung der Umgänge, die Bildung von Längsfurche und Längswulst hatten zwar wohl Verstärkung der Schale und besseren Schutz gegen Beschädigungen zur Folge, da auch bei anderen Mollusken entsprechende Bildungen als „Reaktionsformen“ in bewegtem Wasser auftreten; die gleichzeitige Regelmäßigkeit der Gestalt der Planorben läßt aber nicht den Anpassungsgesichtspunkt in den Vordergrund stellen. In der Oxystomuszeit ist an den Ablagerungen zum ersten Male wieder eine erhebliche Veränderung der Wasserverhältnisse nachweisbar, die heißen Quellen haben jetzt nachgelassen, während sie in der Supremuszeit wieder auftraten. Daher in jener Zeit die rückläufige und dann wieder die aufs neue „aufwärts steigende“ Entwicklung der Molluskenformen.

Plate betont in seinem oben erwähnten Nachwort, daß die Veränderungen mindestens bei *Planorbis multiformis*, wahrscheinlich auch bei den beiden anderen im Warmwasser fortlebenden Arten, als orthogenetische aufzufassen sind, weil sie ohne Mitwirkung der Selektion durch äußere Faktoren zustande kommen. Weiterhin wird die „Zickzackevolution“ oder Zickzackorthogenese hervorgehoben, zugleich als eine Ausnahme — nicht die einzige — von dem bekannten Dolloschen Satz „l'évolution n'est pas réversible“, so sehr dieser in der Hauptsache richtig ist. Endlich sind die verschiedenen Stadien der Reihen wahrscheinlich nicht erbliche Mutationen, beruhend auf plötzlichen Erschütterungen des Keimplasmas, sondern, wie Plate es nennt, Somationen gewesen. Es ist nicht nötig, anzunehmen, daß die Temperatur im Steinheimer See vom ersten Zufluß der heißen Quellen bis zur Trochiformiszeit sich beständig erhöht hat, sondern sie übte eine akkumulative Wirkung aus, die sich mit der Reizdauer steigerte.

V. Franz, Jena.

Über Vererbung von Farbe und Zeichnung bei dem Kaninchen.

Nach den Ergebnissen der Zuchten im Institut für Vererbungsforschung
in Potsdam (Landwirtschaftliche Hochschule zu Berlin).

Von **Endre Pap.**

(Eingegangen 7. Dezember 1920.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Inhaltsverzeichnis	185
Die Farbenschlüge des Kaninchens	186
Die Erbfaktoren	189
Faktor A. Albinismus	193
Faktor X. Die „Weißen Wiener“	194
Faktor B. Die gelben Kaninchen	198
Faktor C. Havanna-Kaninchen	200
Faktor D.	201
Faktor H. Die „Blauen Wiener“ Kaninchen	202
Der Wildfarbigkeitsfaktor G	203
Faktor O. Die Schwarzloh-Zeichnung. Koppelung zwischen G und O	203
Die gleichsinnigen Faktoren Y_1 , Y_2 , Y_3 . Fuchsrote Färbung der Hasen- kaninchen und Intensität der gelben Abzeichen bei den Black and tans	206
Faktor N. Die Russischen Kaninchen	210
Faktor P. Die Silberkaninchen	212
Faktor M. Die Japanerzeichnung	214
Faktor K. Die englischen Schecken	215
Die Schecken der Holländerreihe	218
Kreuzungen zwischen Holländern und Einfarbigem	229
Reinzuchtversuche mit Holländern	235
Ergebnisse aus Zuchten mit Tieren der Stufen VI—IX	244
Zusammenfassung	253
V Faktor für Haarform	256

	Seite
Zusammenstellung der einschlägigen Literatur	257
Castle	258
Hagedoorn	259
Haecker	260
Hurst	261
Lang	263
Loisel	263
Porzig	264
Punnett	264
Schultz	264
Sturtevant	265
Wilson	265
Woods	265
Nachtrag. Einige neuere Versuche	265
Neuere Literatur	267
Castle	267
Punnett	267
Verzeichnis der benutzten Literatur	268

Die Farbenschlüge des Kaninchens.

Unser Hauskaninchen kommt in einer großen Anzahl von Farben vor, die aber in manchen Fällen so wenig voneinander abweichen, daß sie zum Teil nur schwer zu unterscheiden sind. Noch schwieriger jedoch ist es oft, aus Abhandlungen mit Sicherheit zu entnehmen, welche Farbe der Autor unter dieser oder jener Bezeichnung versteht. Eine einheitliche Nomenklatur gibt es nicht, und fast jeder Forscher hat für die einzelnen Farben eine andere Bezeichnung geschaffen. Diese genügen aber selbst bei der sorgfältigsten Auswahl kaum, eine Unterscheidung zu ermöglichen, wenn man die Farbe nicht aus eigener Anschauung kennt. Auch Abbildungen helfen diesem Übelstande meistens nicht ab. Gewöhnliche Photographien geben zwar die Zeichnung mehrfarbiger Tiere gut wieder, lassen aber in der Färbung selbst erhebliche Unterschiede, wie z. B. zwischen schwarz und blau, gelb und braun, nicht erkennen. Ebenso wenig erfüllen die meisten Farbendrucke ihren Zweck, da sie unnatürlich wirken, wie z. B. die größtenteils sehr sonderbaren Farbenbilder in der Zuchtliteratur. Dagegen könnte die Photographie in Naturfarben sehr gute Dienste leisten, wie das die acht ausgezeichneten Abbildungen bei Punnett (22) beweisen, die jedem Anfänger eine sichere Unterscheidung der dargestellten einander sehr ähnlichen Farben gestatten. Unter den heutigen Umständen ist aber leider die Herstellung

und Vervielfältigung solcher Bilder derartig erschwert, daß ich auf ihre Verwendung verzichten und mich mit einer Beschreibung der einzelnen Farben begnügen muß.

Wenn wir zunächst von gescheckten, weißen und Silberkaninchen absehen, dann können wir alle anderen Farbenschläge in zwei Gruppen einteilen, die sich voneinander deutlich dadurch unterscheiden, daß bei der ersten die einzelnen Haare in ihrer ganzen Länge gleich gefärbt sind, und daß der Bauch der Tiere dieselbe Farbe wie der Rücken hat, während bei den Kaninchen der zweiten Gruppe jedes einzelne Haar aus verschiedenen gefärbten Zonen besteht mit Ausnahme des Bauches, der — von dem übrigen Körper abweichend — ein einheitlich schmutzig weißes Aussehen hat. Ich möchte gleich an dieser Stelle darauf hinweisen, daß der Unterschied zwischen den beiden Gruppen durch einen einzigen, sogenannten „Wildfarbigkeitsfaktor“ *G* bedingt wird. Zur besseren Übersicht wurde bei uns für alle Faktor *G* enthaltenden Farbenschläge zu den Namen der Grundfarben das Wort „wild“ hinzugefügt, z. B. wildgelb, wildbraun usw., nur die aus schwarz durch die Wirkung von *G* entstehende Farbe wurde kurzerhand als „wildfarbig“ (nicht als wildschwarz) bezeichnet.

Die Schläge mit einfarbigen Haaren sind, wie schon angedeutet, von den gestreift haarigen besonders an dem gefärbten Bauch leicht zu erkennen. Untereinander ist aber ihre Unterscheidung meist schwieriger, denn die Farben kommen in außerordentlich vielen, sich teilweise sehr ähnelnden Schattierungen vor. In unseren Zuchtbüchern wurden die Tiere als gelb, braun, blau oder schwarz bezeichnet, sie hätten aber in bedeutend mehr Klassen eingeteilt werden können; da sich zumindest die ersten drei Farbenschläge in mehrere sowohl äußerlich wie genetisch verschiedene Abstufungen trennen ließen, von denen einige durch manche Autoren auch in der Tat unter besonderem Namen aufgeführt werden.

Nun darf man sich aber nicht vorstellen, daß etwa ein mit gelb bezeichnetes Tier wirklich eine ausgeprägte gelbe Färbung hat. Die Benennungen sind nur annähernd richtig, da für die eigentümlich zusammengesetzten Farbtöne kaum ein wirklich charakteristischer Name gefunden werden kann. So zeigen die sogenannten „gelben“ Kaninchen eine sonderbare eher fahlbraune als gelbe Färbung mit einem schwärzlichen „rußigen“ Ton an verschiedenen Körperstellen, wie an Nase, Ohren und Extremitäten. Allerdings gibt es auch Kaninchen, die ziem-

lich rein gelb sind, so die von Punnett als orangefarbig bezeichneten. Die braunen Tiere haben eine schokoladenähnliche Tönung und werden daher von den Engländern „chocolate“ genannt, was viel bezeichnender ist als der deutsche Züchterausdruck „Havanna“. Daneben kennen wir noch hellbraune Tiere, die den „rußig gelben“ ziemlich nahe stehen. Die blauen Kaninchen zeigen ein ins Graue spielendes mattes Stahlblau, während die schwarzen Tiere manchmal schwarz, manchmal aber auch nur tief dunkelbraun sind. Durch äußere Einflüsse kann die Farbe etwas beeinflußt werden, so ist sie im allgemeinen bei Tieren, die der Sonne oder Regenfällen ausgesetzt sind, wesentlich fahler als bei geschützt untergebrachten.

Zu jedem der erwähnten Farbenschläge gibt es nun eine entsprechende „Wild“-Form mit weißem Bauch und gestreiften Haaren. Diese Streifung ist derartig, daß an Basis und Spitze des Haares die ursprüngliche Farbe (schwarz, braun usw.) erhalten bleibt, während die dazwischen in einer verschieden breiten Zone durch gelb ersetzt wird, wodurch die wildfarbigen Tiere ein eigentümlich gesprenkeltes Aussehen erhalten. Bei den gelbwilden Tieren fehlt die Streifung, da ja auch Haarbasis und -spitze gelb sind, hier zeigt sich aber der Wildcharakter deutlich an dem weißen Bauch, sowie am Fehlen des rußigen Tones der gelben Tiere. Schwarz mit Wildfarbigkeitsfaktor, — bei uns, wie erwähnt, einfach als „wildfarbig“ bezeichnet, — ist die ursprüngliche Farbe der wildlebenden Kaninchen und auch die bei dem Hauskaninchen am meisten verbreitete. Die Abwechslung von gelben und schwarzen Zonen an den Haaren bewirkt eine bräunlich-graue Gesamtfarbe („hasengrau, wildgrau“ u. s. w.), deren Intensität je nach der Ausdehnung der gelben Haarzone sehr verschieden sein kann. So haben z. B. die „Hasenkaninchen“ eine auffallend fuchsig-gelbliche Farbe; da bei ihnen das schwarze Pigment durch das gelbe besonders stark zurückgedrängt ist. Blauwilde und braunwilde Tiere haben an den Stellen, die bei den wildfarbigen schwarz sind, blaues bzw. braunes Pigment und sehen entsprechend heller als diese aus, die Unterscheidung ist nicht immer leicht, da die erwähnte Variabilität der gelben Zone die Farbe wesentlich verändern kann.

Einige bisher nicht erwähnte Farben sollen ebenso wie die Zeichnungen bei der Behandlung ihrer Vererbung beschrieben werden. Hier verweise ich nur noch auf Tabelle I, in der die wichtigsten Farben mit ihren synonymen Bezeichnungen nebst den entsprechenden Erbformeln zusammengestellt sind.

Tabelle I.

Die verschiedenen Bezeichnungen für die wichtigsten Farben.

Erbformel, nur Faktoren B, C und D berück- sichtigt	Bezeichnung der durch nebenstehende Erbformel bedingten Farbe							
	bei Nichtvorhandensein des Faktors G				bei Vorhandensein des Faktors G			
	in dieser Arbeit	nach Castle	nach Punnett	nach anderen Autoren	in dieser Arbeit	nach Castle	nach Punnett	nach anderen Autoren
bbccDD	orange	dilute cinnamon	...
bbCCdd	gelb	pale sooty	gelb- wild	cream
bbCCDD		sooty	tortoise	gems- farbig		yellow	yellow	...
BBccdd	fahl- braun	silver- fawn	braun- wild
BBccDD	braun	brown	choco- late	Havanna		...	cinna- mon	...
BBCCdd	blau	blue, dilute black	blue	...	blau- wild	blue grey	agouti- blue	...
BBCCDD	schwarz	black	black	Alaska	wild farbig	grey	agouti	hasengrau hasenbraun grau

Anmerkung: „...“ bedeutet, daß die betreffende Farbe von dem Autor nicht gezüchtet wurde.

Die Erbfaktoren.

Es sind bis jetzt folgende Erbfaktoren bekannt, die bei der Bestimmung von Farbe und Zeichnung der Kaninchen mitwirken:

- A** Grundfaktor für Pigmentierung. Alle **aa**-Tiere sind albinotisch.
- X** Zweiter Faktor für Pigmentierung. Alle **AAXx**-Tiere sind weiß mit blauen Augen, sogenannte „weiße Wiener“.
- B** Erster Faktor für dunkle Pigmentierung. **AAXXbb**-Kaninchen sind gelb, **AAXXBB**-Kaninchen braun bis schwarz, je nach ihrer sonstigen Formel.
- C** Ein weiterer Verdunklungsfaktor. **AAXXBBcc**-Tiere sind braun, solche von der Formel **AAXXBBCC** blau oder schwarz.

- D** Ein weiterer Verdunklungsfaktor. **AAxxBBccdd** und **AAxxBBCCdd** sind die Formeln für fahlbraun bzw. blau, **AAxxBBccDD** und **AAxxBBCCDD** die für braun bzw. schwarz.
- H** Ein weiterer Verdunklungsfaktor, dessen Wirkung bisher nur bei blauen Kaninchen sicher festgestellt ist. **HH**-Tiere sind dunkelblau, **hh**-Tiere hellblau.
- G** Wildfarbigkeitsfaktor, dessen Wirkung bereits erwähnt wurde.
- O** Faktor für Lohzeichnung, mit **G** allem Anschein nach absolut gekoppelt und hypostatisch zu ihm. **Oogg**- und **Oogg**-Kaninchen haben die Lohzeichnung auf der nach ihrer sonstigen Formel bestimmten Grundfarbe.
- Y₁, Y₂ . . .** eine Reihe einstweilen hypothetischer Faktoren, die vermutlich die Ausdehnung der gelben Zone bei den wildfarbigen und gleichzeitig die Intensität der Lohfarbe bei den black and tans beeinflussen. **y₁y₁y₂y₂** wäre die Formel für die fuchsroten Hasenkaninchen und für die rassereinen Schwarzlohen mit ihren intensiv gelben Abzeichen.
- Q** mit **B** absolut gekoppelt. Ein Hemmungsfaktor zu **G** und wahrscheinlich auch zu **O**. Bei **BbQq**- und **BBQq**-Tieren ist **G** hypostatisch.
- N** Faktor für Russenzeichnung. **nn**-Tiere sind Russen, **Nn**- und **NN**-Tiere ganz gefärbt. **n** ist mit **a** absolut gekoppelt.
- P** Silberungsfaktor. Wahrscheinlich sind hiervon mehrere gleichsinnig wirkende vorhanden.
- F** Faktor für rezessive Silberung; war bei unseren Versuchstieren nicht festzustellen.
- M** Faktor für Japanerzeichnung. **mm**-Kaninchen sind auf gelbem Grunde nach ihrer sonstigen Formel braun, blau oder schwarz gescheckt.
- K** Faktor für englische Scheckung.
- S₁S₂S₃S₄** Eine Reihe gleichsinniger Faktoren, die die Holländerzeichnung beeinflussen.
- L** Ein bei dem Kaninchen einstweilen hypothetischer Faktor, der zu **s₁s₂ . . .** epistatisch Einfarbigkeit zu erzeugen scheint. Alle **ll** Tiere wären demnach ganz gefärbt, die Zeichnung von **Ll**- und **LL**-Tieren eine den vorhandenen Holländer-Faktoren entsprechende.
- V** Faktor für Haarlänge. **Vv**- und **VV**-Tiere sind kurzhaarig. **vv**-Tiere angorahaarig.

Zählen wir jede gleichsinnige Reihe für nur einen Faktor, so haben wir zusammen 18 Faktoren, die zur befriedigenden Erklärung der Unterschiede zwischen den uns bekannten zahlreichen Farbenschlügen vollkommen genügen. Außerdem mögen aber noch andere Einheiten bei der Bestimmung feinerer Einzelheiten wirksam sein; so glaube ich, daß die nach Castle erblichen Abweichungen in der englischen Scheckung bei näherer Nachprüfung zu der Feststellung weiterer Faktoren führen würden:

Für die Bezeichnung der Faktoren übernahm ich die Symbole von Baur und Hagedoorn, nicht nur wegen ihrer Vollständigkeit, sondern auch weil sie mir als die am meisten einwandfreien erschienen. Da vor einigen Jahren besonders zwischen Plate (41) und Hagedoorn (11) eine lebhafte Erörterung darüber stattgefunden hat, ob bei Benennung der Faktoren die mnemotechnische Schreibweise der Bezeichnung mit irgend einem beliebigen Buchstaben vorzuziehen wäre, kann ich mich über diese Frage kurz fassen.

Es soll nicht bestritten werden, daß viele Forscher mit dem besten Erfolg das erste System angewandt haben; dieses hat aber auch Anlaß zu mancher Verwechslung, insbesondere auch bei den Farbfaktoren der Nagetiere, gegeben, da die Bezeichnung der Faktoren durch den Anfangsbuchstaben einer bestimmten Eigenschaft vielfach zu einer unbegründeten Verknüpfung jener Eigenschaft mit der Erbinheit geführt und die Aufmerksamkeit von der kreuzungsanalytisch ergründeten Vererbungsweise der letzteren abgelenkt hat. Ein Beispiel dafür finden wir auch bei dem eifrigen Verfechter mnemotechnischer Symbole, nämlich bei Plate (41), der den von Castle für Kaninchen aufgestellten Faktor **Y** (yellow) auf die dominant gelbe Farbe bei den Mäusen übertrug, obwohl diese genetisch nichts mit der gelben Färbung der Kaninchen zu tun hat. Dieser Irrtum ist wohl dadurch entstanden, daß eben Castles Erbinheiten an Klarheit viel zu wünschen übrig lassen. Dieser Forscher gebrauchte zuerst (7) die Faktoren: **A** (agouti) für unseren Faktor **G**, ferner **Y** für gelbes und **B** für schwarzes Pigment. Später (8) kamen hierzu **C** (unser **A**), **Br** für braunes Pigment, **E** für Ausdehnung der dunklen Pigmentierung, **D** (unser **D**) und **U** (etwa unser **S**). Von diesen acht Faktoren sind zwei, nämlich **Y** und **B**, vollkommen überflüssig und nur aus dem Bestreben heraus entstanden, für jede sichtbare Eigenschaft einen besonderen Faktor einzusetzen. Gegenüber Schwarzgelbschecken und Rußiggelben sollten wiederum dunkel gefärbte Tiere nur den einen einzigen Faktor **E** mehr besitzen, obwohl

die beiden Farbenschlge sich wahrscheinlich unabhngig voneinander vererben¹⁾. Besonders bezeichnend ist die Verwendung des Faktors **B**, der zuerst fr schwarze im Gegensatz zu gelben (**B'**) Tieren gebraucht wurde. Dieses **B** hatte aber mit der schwarzen Farbe trotz seines Ursprungswortes „black“ im Grunde genommen gar nichts zu tun, denn die Faktoren, die erst eine schwarze Farbe ermglichen (unser **C** und **D**) sind auch bei den meisten gelben Tieren vorhanden, die sich von den schwarzen vor allem durch Fehlen des „Bunnfaktors“ (unser **B**) unterscheiden. Die mnemotechnische Bezeichnung hat sich also mit der Zeit als irrefhrend erwiesen, und Castle hat auch spter, wahrscheinlich um diesen Widerspruch zu beseitigen, einen neuen Faktor **E** (extension) eingefhrt, durch dessen Besitz sich ein schwarzes Tier von einem gelben **R** (restriction) und auch von einem Japaner **E'** unterscheiden sollte. Faktor **B** wurde dadurch berflssig, trotzdem aber beibehalten²⁾.

Tabelle II. Zusammenstellung der durch die verschiedenen Autoren fr die einzelnen Erbeinheiten benutzten Symbole.

Name des Autors	Bezeichnung der Faktoren									
Diese Arbeit im Anschlu an Baur	A a	B b	C c	D d	G g	M m	N n	O o	S s	Q q
Castle (7)	Y? C —	B B'			A —					
Castle (8)	Y? — C	B r? E R	B —	I D	A —	E E'	C C'		U U	
Haecker (12)							S s	B b		
Hurst (13)	C c	B b			G g					
Lang (17)	L l? C c	E e? Ph ph	M m	P p	My my	E e'			H h	P! p
Punnett (22)		E e	B b		A a					D d
Sturtevant (29)	S A C c						S H S s			
Castle 1913	— a		— c	— d	— b				— s	

¹⁾ Vergl. jedoch Nachtrag.

²⁾ Castle scheint inzwischen seine Symbole fr die Muse wiederum gendert zu haben, wie aus einer im Jahre 1913 erschienenen Abhandlung ersichtlich ist, die ich erst nach Beendigung vorliegender Arbeit zu Gesicht bekam. In Tabelle II konnten die neuen Bezeichnungen noch eingefgt werden.

Ich glaube, daß obige Beispiele, an die sich leicht andere anreihen ließen (vergl. auch das Referat über Lang (17), S. 263), gut vor Augen führen, wie leicht durch die mnemotechnische Schreibweise Verwirrung entstehen kann. Wenn, wie soeben dargelegt, schon ein und derselbe Autor bei Fortschritt der Analyse sich gezwungen sehen kann, die Symbole zu wechseln, was bei der auch in dieser Arbeit angewendeten Schreibweise niemals vorkommen würde, so ist es nicht verwunderlich, daß voneinander unabhängig arbeitende Forscher erst recht verschiedene Symbole für jeden einzelnen Faktor benutzen. Diejenigen derselben, die sich auf das Kaninchen beziehen, sind in Tabelle II miteinander verglichen.



Fig. 1. Angora ♀, weiß, rotäugig.

Faktor A. Albinismus.

Das Vorhandensein dieses Faktors ist notwendig, um irgendwelche Pigmentierung zu ermöglichen. Alle *aa*-Kaninchen sind weiß mit roten Augen oder, wie man sagt, albinotisch (siehe Fig. 1). *A* war auch bei den Kaninchen der erste Faktor, der entdeckt wurde, und zwar durch Woods (30). Die albinotischen Kaninchen sind rein gezüchtet vollkommen konstant, mit *AA*-Tieren gepaart, geben sie immer nur pigmentierte Junge, bei uns im ganzen 141. *Aa*-Heterozygoten, unter sich gepaart, ergaben im Potsdamer Institut: 177 pigmentierte : 62 weiße,

theoretische Erwartung 3 : 1 = 179,25	„	59,75 „
---------------------------------------	---	---------

<i>Aa</i> × <i>aa</i> ergab: 14	„	17 „
---------------------------------	---	------

theoretische Erwartung 1 : 1 = 15,5	„	15,5 „
-------------------------------------	---	--------

<i>AA</i> × <i>Aa</i> erwartungsgemäß nur 59	„	
--	---	--

Wie für die Mäuse zuerst Cuenot, für die Kaninchen Hurst und Castle bewiesen haben, können albinotische Tiere kryptomer alle möglichen Farbfaktoren enthalten, was erst durch eine Kreuzung mit **A** führenden Tieren in Erscheinung tritt. So warf z. B. unsere weitgehend analysierte Albinohäsin Nr. 1 immer nur wildfarbige Jungen, obwohl sie wiederholt durch Böcke gedeckt wurde, denen die Faktoren **X**, **B**, **D**, **G** fehlten. Sie muß also diese Faktoren homozygotisch enthalten haben. Eine andere Albinohäsin (Nr. 55) ergab, mit gelben **bbgg** Böcken gepaart, 5 wildfarbige und 6 wildgelbe Nachkommen, war also von der Formel **aaBbGG**.



Fig. 2. Weißer Wiener ♂.

Außer **N**, der mit **A** absolut gekoppelt ist (siehe S. 211), scheinen alle bisher bekannten Faktoren von **A** unabhängig zu mendeln, was sich aus unserem Material für die Faktoren **X**, **B**, **D**, **G**, **O**, **P**, **S**₁, **S**₂ . . . nachweisen ließe.

Faktor **X**. Die „Weißten Wiener“.

X ist ein zweiter Faktor, der zur Hervorbringung normaler Pigmentierung erforderlich ist. Meines Wissens wurde er bisher nur bei uns untersucht; auch bei anderen Nagetieren sind bis jetzt keine Tiere festgestellt worden, denen **X** fehlen würde. Ein **AAxx**-Kaninchen, den Züchtern als „Weißer Wiener“ bekannt, ist stets weiß und unter-

scheidet sich nur durch seine schwach pigmentierten blauen Augen von echten Albinos (vgl. Fig. 2). Wie letztere, kann es kryptomer verschiedene Farbfaktoren führen, die aber sein Aussehen nicht beeinflussen; so war unser Weißer Wiener Bock Nr. 46 **AAxxbbCCDdGgNNoopS₁s₁S₂s₂...** Dieser wurde mit **XX**-Häsinnen gepaart und zeugte 35 F₁-Tiere, die, von Holländer-Abzeichen abgesehen, normalpigmentiert waren (vgl. Tabelle III). Von den Müttern waren zwei albinotisch und eine russisch, so daß hier der bei Tieren noch wenig bekannte Fall vorliegt, daß zwei konstant weiße Rassen, miteinander gekreuzt, eine gefärbte Nachkommenschaft haben. Fig. 3 zeigt einen solchen Bastard, der zufällig viel mehr weiße Stellen hat als seine zum Teil ganz gefärbten Geschwister.



Fig. 3. Bastard zwischen den in Fig. 1 und 2 abgebildeten Kaninchen zeigt Holländer-Zeichnung, Stufe V.

Tabelle III.

F₁ aus Kreuzungen mit dem „Weißen Wiener“ ♂ Nr. 46.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr.	Farbe der Häsin	Aus anderen Kreuzungen bekannte Erbformel	Von den Jungen waren				
				schwarz	wild	blau- wild	gelb- wild	Sum- me
19	55	Albino	aaXXBbCCDDGG		4		2	6
32, 62, 183	12	wildf.	AAXXBBCCDdGG		9	3		12
47, 55	1	Albino	aaXXBBCCDDGG		14			14
79	6	schwarz, russisch	AAXXBBCCDDggnn	1	2			3
Summe				1	29	3	2	35

Tabelle IV.

 F_2 aus Kreuzungen mit dem „Weißen Wiener“ ♂ Nr. 46.

Zuchten-Nr.	Stamm-Nr. der		F ₂ aus Zucht Nr.	Von den Jungen waren							
	♀	♂		Albinos	Weißer Wiener	rus-sisch	schwarz	wild	gelb-wild	Summe d. gefärbten	Gesamtsumme
96	95	98	32		2		2	2		4	6
161	95	155	32		1			2	2	4	5
133	128	126	47	1				3		3	4
158, 216											
298, 307	125	127	47	6	4			7	6	13	23
341											
162	151	152	79		3	2		4		6	9
Summe				7	10	2	2	13	8	30	47
Berechnet nach dem Verhältnis 1:3					10					30	

Tabelle IV zeigt, daß in F_2 eine Aufspaltung genau in dem Verhältnis 1 Weißer Wiener : 3 gefärbt stattgefunden hat, wobei die herausgespalteten Albinos, deren Zugehörigkeit zu einer der beiden Gruppen ja nicht festgestellt werden kann, nicht mitgerechnet wurden.

Über das Verhältnis von X zu den übrigen Erbinheiten ist aus dem vorliegenden Material wenig zu sagen. Man kann aber aus den Tabellen III und IV immerhin ersehen, daß zwischen X und B bzw. G zumindest keine engere Koppelung vorhanden ist. In Zucht 32 wurde nämlich eine homozygotisch wildfarbige Häs in $XXBBGG$ durch Nr. 46 gedeckt, der in den betreffenden Faktoren $xxbbGg$ war. In F_1 waren zwei Genotypen, nämlich $XxBbGg$ und $XxBbGG$, zu erwarten, äußerlich beide wildfarbig. $XxBbGg$ -Tiere würden bei einer Koppelung zwischen X und B ausschließlich oder vorwiegend Gameten XB und xb , bei einer Koppelung zwischen X und G Gameten XG und xg hervorbringen. In diesem Falle wären demnach in F_2 keine oder nur ganz vereinzelte gelbe und gelb-wildfarbige bzw. nicht wildfarbige Jungen zu erwarten, da ja die bb - bzw. gg -Tiere gleichzeitig xx = Weiße Wiener wären. Demgegenüber sehen wir, daß in den Zuchten 96 und 161 (Tab. IV) sowohl schwarze wie gelbwilde Tiere dem normalen Spaltungsverhältnis entsprechend geboren wurden, was trotz der kleinen

Zahlen die unabhängige Spaltung der betreffenden Faktoren beweist. Für **B** und **X** zeigte das auch die **F₂** aus der Kreuzung Albino Nr. 1 (**aaXXBB**) · Nr. 46 (**AAxxbb**) (vgl. Tabelle IV, Zuchten 133 und 158), während sie die Möglichkeit einer Koppelung zwischen **A** und **X** offen läßt, wie folgende Zusammenstellung vor Augen führt:

	Albi- notisch	Weiß Wiener	Wild- farbig	Wildgelb
Zu erwarten, wenn keine Koppelung stattfindet	16	12	27	9
Auf die Versuchssumme von 27 berechnet	6,75	5,06	11,40	3,79
Zu erwarten bei absoluter Koppelung zwischen X und A	2	2	3	1
Auf die Versuchssumme von 27 berechnet	6,75	6,75	10,13	3,37
Gefunden	7	4	10	6

Das Verhältnis von **X** zu den Holländer-Faktoren soll an anderer Stelle erörtert werden (S. 242), ich möchte aber gleich hier erwähnen, daß kein besonderer Zusammenhang zwischen ihnen zu bestehen scheint, obgleich die Weißen Wiener von hellen Holländern abstammen. Ich glaube zu der Annahme berechtigt zu sein, daß letzteres nicht das Zeichen einer genetischen Zusammengehörigkeit ist, sondern daß der Verlust des Faktors **X** nur deshalb gerade bei Holländern entdeckt wurde, weil die dabei entstandene „Weiße Wiener“-Färbung hier in der Zuchtrichtung lag. Bei anderen Rassen wurden dagegen etwa herausgemendelte weiße Tiere nicht beachtet und als unerwünscht gar nicht aufgezogen. Für diese Auffassung spricht auch das unerwartete Erscheinen von „Weißen Wienern“ in einer unserer Zuchten, deren Stammbaum auf folgender Seite wiedergegeben ist.

Eine einwandfreie Erklärung war bei diesem Fall leider nicht möglich, da weder die vier Weißen Wiener, die sämtlich vor der Geschlechtsreife eingingen, noch ihre Eltern (Nr. 417 und 424) geprüft werden konnten. Diese müssen beide **Xx** gewesen sein und ergaben dementsprechend die Weißen Wiener annähernd im Verhältnis 3 : 1 (gefunden 10 : 4, berechnet 10,5 : 3,5). Die Frage wäre nun, welches der **P₂**-Tiere **x** an Nr. 417 und 424 vererbt hat. Das Albinoweibchen Nr. 1 wurde zweimal durch den Weißen Wiener Bock Nr. 46 gedeckt und erwies sich als homozygotisch **XX**, da alle 14 Jungen wildfarbig waren. Nr. 5 wurde nicht geprüft, da keine Weiße Wiener Häsinnen vorhanden

Albino-♀ Nr. 1 × Schwarzloh-♂ Nr. 5.

43 44 42 57 58 418 422 420 417 424

4 Albinos.	6 Albinos,	1 Albino,	1 Albino,	2 Albinos,	3 Albinos,	1 Albino,
3 blauwild,	1 blauwild,	12 wildfarb.,	7 wildfarb.,	2 Schwarz-	1 wildfarb.	6 wildfarbig,
3 wildfarb.,	3 wildfarb.,	1 Schwarz-	1 Blauloh,	loh.		4 Schwarzloh,
4 Schwarz-	1 Schwarz-	loh.	1 Schwarz-			4 weiß mit
loh.	loh.		loh.			blauen Augen.

Weder die F_1 -Tiere, die sämtlich wildfarbig waren, noch die gefärbten F_2 -Tiere hatten auch nur eine Spur von weißen Abzeichen.

war, so daß die Möglichkeit besteht, daß Nr. 5 heterozygotisch Xx war. Dann hätte aber die Hälfte seiner Jungen kryptomer die Formel Xx gehabt und aus der Paarung derselben untereinander hätten theoretisch bei etwa jeder vierten Kombination — nämlich bei allen nach der Formel $Xx \times Xx$ — Weiße Wiener ausspalten müssen. Obgleich nun etliche Nachkommen von Nr. 5 zur Weiterzucht verwendet und im ganzen in 22 verschiedenen Kombinationen miteinander gepaart wurden, entstanden Weiße Wiener nur aus der einen erwähnten Zucht. Dies legt die Vermutung nahe, daß auch Nr. 5 im allgemeinen nur Gameten mit X produziert hat, und daß hier demnach eine Mutation stattgefunden hat, indem in einem kleineren Teil der Gameten von Nr. 1 oder von Nr. 5 X durch x ersetzt wurde. Gleichviel ob diese Annahme zutrifft oder ob x durch Nr. 5 in die Zucht gebracht worden ist, bleibt die Tatsache bemerkenswert, daß Weiße Wiener in einer reinen, nicht holländischen Familie aufgetreten sind.

Faktor B. Die gelben Kaninchen.

Sowohl dieser wie die beiden folgenden Faktoren wurden besonders durch Castle (8) und Punnett (22) sehr eingehend untersucht. Die Faktoren A und X bewirken für sich allein nur eine sehr helle Färbung, die dann durch eine Reihe Verdunkelungsfaktoren — bisher kennen wir vier — bis zu schwarz umgewandelt werden kann. Jeder einzelne dieser

Faktoren übt auf die Färbung eine ganz bestimmte Wirkung aus, die am stärksten bei **B** ist, denn Tiere mit **B** bezw. ohne **B** weichen viel auffallender voneinander ab als solche, die nur in den Faktoren **C**, **D** oder **H** unterschieden sind. Alle **bb**-Kaninchen besitzen eine mehr oder minder gelbliche Färbung, deren Ton durch die Faktoren **C** und **D** bedingt wird. Tiere von der Formel **AAXXbbCCDD** sind, wie früher beschrieben, rußig-gelb, die von der Formel **AAXXbbCCdd** etwas heller, nach Castle „fahl rußig-gelb“. **AAXXbbccDD**-Kaninchen sind nach Punnett hell orange gefärbt und zeigen kaum noch eine Spur von schwärzlicher Schattierung. Noch heller wären natürlich Kaninchen, denen sämtliche Verdunklungsfaktoren fehlen würden: bis jetzt sind diese (**AAXXbbccdd**) aber noch nicht gezüchtet worden. **BB**- und **Bb**-Tiere sind schwarz, blau oder braun, doch kann man nicht behaupten, daß die Ausbildung des braunen oder schwarzen Pigmentes erst durch Faktor **B** ermöglicht wird, da ja auch die gelben Tiere Spuren schwarzen Pigmentes enthalten. Der Unterschied ist lediglich quantitativ, daher ist z. B. auch ein fahlbraunes Tier von der Formel **AAXXBBccdd** nur wenig von einem rußig-gelben verschieden.

In der nachstehenden Tabelle V sind die im Institut für Vererbungsforschung vorgenommenen Kreuzungsversuche über Faktor **B** zusammengestellt. Von fast allen bekannten Erbinheiten ist **B** nachgewiesenermaßen unabhängig, nur mit **Q** ist eine absolute Koppelung vorhanden, worauf noch zurückzukommen sein wird. Das Verhältnis zu den Faktoren **M** und **N** ist noch nicht genügend untersucht.

Tabelle V.
Kreuzungen mit **bb**- und **Bb**-Tieren.

Formeln der Elterntiere	In der Nachkommenschaft			
	gefunden		berechnet	
	gelb	braun-schwarz	gelb	braun-schwarz
bb × bb	104	—	104,	—
bb × Bb	83	74	78,5	78,5
bb × BB	—	68	—	68
Bb × Bb	36	94	32,5	97,5
Bb × BB	—	275	—	275

Faktor C. Havanna-Kaninchen.

Der wildlebende Stammvater des Hauskaninchens ist fast ausnahmslos wildfarbig und enthält demnach u. a. die Faktoren **AXBCDG**. Die vielen abweichend gefärbten Züchtungsrassen sind nun entweder dadurch entstanden, daß irgendeiner der obengenannten Faktoren im Laufe der Züchtung durch eine Mutation verloren ging (vorsichtiger ausgedrückt: in seinen Antagonisten umgewandelt wurde), oder aber dadurch, daß ein bereits bei den Wildkaninchen vereinzelt heterozygotisch vorkommender rezessiver Faktor durch eine homozygotische Kombination in Erscheinung treten konnte. Ein großer Teil der bei den typischen Wildkaninchen fehlenden Erbinheiten ist nun bei den zahmen Schlägen sehr verbreitet; selbst in wildfarbigen Zuchten gibt es kaum Tiere, die nicht in einem oder mehreren der zur Hervorrufung der Wildfarbe notwendigen Faktoren heterozygotisch wären. So waren bei unseren Versuchen zwischen den zehn Ausgangstieren verschiedener Herkunft, die die Faktoren **B**, **D** und **G** enthielten und genügend geprüft worden sind, in bezug auf **B** vier, in bezug auf **D** und **G** je sechs heterozygotisch. Auch Rassen, die in den verschiedensten Gegenden leben, unterscheiden sich immer wieder durch dieselben Faktoren von den Wildkaninchen. Nach Angaben der zoologischen Literatur findet man bei gewöhnlich wildfarbigen Lepusarten, wie z. B. bei den Hasen — über Kaninchen fand ich diesbezüglich keine Angaben¹⁾ — manchmal weiße, scheckige und schwarze Varianten, deren verhältnismäßig seltenes Auftreten wohl dadurch zu erklären ist, daß im Freien die Inzucht nicht häufig vorkommt, ohne die ein vereinzelt vorkommender rezessiver Faktor sich in einer homozygotischen Kombination nur in Ausnahmefällen bemerkbar machen kann.

Havanna-Kaninchen kennt man erst seit kurzer Zeit. Alle **cc**- und **Cc**-Kaninchen stammen von einem einzigen Havannabock ab, der bei einem holländischen Züchter im Jahre 1899 nach Mahlig (20), S. 140, von einer gelben Holländer-Häsin, nach Hagedoorn (11) von einer braun-russisch gefärbten geworfen wurde. Vorher waren schokoladenbraune Kaninchen unbekannt, ich habe auch keinen Fall verzeichnet gefunden, wo bei der Kreuzung mit einem Havanna-Kaninchen ein Tier ohne Havannablut sich als heterozygotisch **Cc** erwiesen hätte. Die

¹⁾ Ein Wurf Wildkaninchen, in dem einige rein schwarze Tiere enthalten waren, ist aber z. B. vor einigen Jahren bei Guben gefunden worden. Gescheckte Wildkaninchen hat Herr Prof. Baur selbst beobachtet.

Havannarasse ist also allem Anschein nach die Frucht einer einzigen im Jahre 1899 oder kurz vorher stattgefundenen Mutation.

Der erste, der die Wirkungsweise von **C** untersucht hat, war Punnett (22). Dieser zeigte, daß Kaninchen der Formel

BCDg schwarz,	BcDg schokoladenfarbig (unser braun),
BCDG wildfarbig,	BeDG zimtfarbig (unser braunwild),
bCDg schildpattfarbig (unser gelb),	beDg orange,
bCDG verdünnt zimtfarbig	bCDG gelb (unser gelbwild),

sind, und wies nach, daß **C** von den Faktoren **B**, **G** und **Q** unabhängig mendelt. **c** läßt sich auch mit **d** vereinigen, **ccdd**-Tiere sind nach Hagedoorn fahlbraun oder „silverfawn“, eine Bezeichnung, die die Engländer aber auch für andere Farben benutzen; dieser Ausdruck ist übrigens mit dem deutschen „braunsilber“ nicht zu verwechseln, das sich auf **BCDGP**-Tiere bezieht. **C** ist auch von den Faktoren **M**, **N**, **O**, **P**, **K** und **S** unabhängig, da ja alle Zeichnungsschläge sich leicht in Havannafarbe züchten lassen. Dies sei für die Lohzeichnung an folgendem Beispiel gezeigt:

Havanna-Häsin Nr. 38 von der Formel **ccoo** wurde durch den schwarzlohfarbigen **CC00**-Bock Nr. 8 gedeckt und warf 12 Jungen von der Formel **Cc0o**, die sämtlich schwarzloh waren. In **F₂** waren bei freiem Mendeln von **C** und **O** zu erwarten:

9 schwarzloh, 3 schwarz, 3 braunloh, 1 braunloh.

Auf die Versuchszahl von 23 berechnet:

12,94 schwarzloh, 4,31 schwarz, 4,31 braunloh, 1,44 braun.

Gefunden:

13	„	5	„	4	„	1	„
----	---	---	---	---	---	---	---

Faktor D.

Kaninchen, die den Faktor **D** nicht enthalten, haben eine etwas fahle „verdünnte“ Färbung (englisch dilute) im Gegensatz zu den satt gefärbten **Dd**- und **DD**-Tieren. So sind Tiere

mit BCDG wildfarbig,	solche mit BcDg blauwild,
„ BCDg schwarz,	„ „ BcDg blau,
„ BeDg braun,	„ „ Bedg fahlbraun,
„ bCDg gelb,	„ „ bCdg fahlgelb.

In Tabelle VI sind diejenigen von unseren Zuchten zusammengestellt, zu welchen **dd**- oder **Dg**-Tiere verwendet worden sind. — **D** ist

allem Anschein nach mit allen bekannten Faktoren frei kombinierbar, aus dem vorliegenden Material ließe sich das für **A**, **B**, **G**, **O**, **Q** und **S₁S₂** . . . beweisen.

Tabelle VI.
Kreuzungen mit **dd**- und **Dd**-Tieren.

Formeln der Elterntiere	In der Nachkommenschaft			
	gefunden		berechnet	
	blau	schwarz	blau	schwarz
dd × dd	40	—	40	—
dd × Dd	59	56	57,5	57,5
dd × DD	—	51	—	51
Dd × Dd	56	158	53,5	160,5
Dd × DD	—	193	—	193

Faktor **H**. Die „blauen Wiener“ Kaninchen.

Jeder der bisher erwähnten Farbenschläge kommt seinerseits in verschiedenen dunklen Schattierungen vor, die wohl zu einem Teil auf Modifikationen, zum andern aber sicherlich auf weitere Erbeinheiten zurückzuführen sind. Diese sind deshalb schwer zu unterscheiden, da sie bei manchen Farbenschlägen überhaupt keine erkennbaren und auch bei den meisten anderen nur sehr geringe Unterschiede bewirken. Der einzige Forscher, der bisher eine solche Erbeinheit bei den Kaninchen behandelt hat, war Haagedorn (11), der im Anschluß an die Beschreibung der Wirkung seines Faktors **H** bei Mäusen einen Fall erwähnt, wo bei der Kreuzung eines dunkeln und eines hellen Havanna-Kaninchens 11 dunkle und 8 hellere Jungen entstanden, was Autor als Zeichen dafür auffaßt, daß von den Eltern das dunklere Tier **Hh** und das hellere **hh** war.

Sehr deutlich äußert sich ferner ein von **B**, **C** und **D** verschiedener Verdunklungsfaktor bei der sogenannten „blauen Wiener“ Rasse, die in einer dunkel- und in einer hellblauen Abart vorkommt. Nach Angabe der Züchter dominiert bei Kreuzungen die dunkelblaue Farbe vollkommen, helle Tiere werfen, untereinander gepaart, nie dunkelblaue, diese hingegen oft hellblaue Junge. Erstere müssen demnach **BBCCDDgghh**, letztere **BBCCDDggHH** oder **BBCCDDggHh** sein. Ob der hier wirkende Faktor mit Hagedoorns **H** identisch ist, könnte natürlich erst dann festgestellt werden, wenn man ihn durch Kreuzung blauer

und brauner Tiere auf letztere übertragen würde, was bis jetzt noch nicht geschehen ist.

Der Wildfarbigkeitsfaktor G.

Die durch G bedingten verschiedenen wildfarbigen Schläge wurden bereits auf S. 187—188 beschrieben und in Tabelle I nebst den entsprechenden G nicht enthaltenden Farbenvarietäten zusammengestellt. Wildfarbe dominiert im allgemeinen vollkommen über „Nichtwild“-Farbe. Dieses Verhältnis kann aber durch den Hemmungsfaktor Q (siehe S. 208) geändert werden. In Tabelle VII sind diejenigen unserer Zuchten, bei welchen Q nicht mitgewirkt hat, mit Beziehung auf Faktor G geordnet.

Tabelle VII.

Auszug aus den Zuchtbüchern in bezug auf Faktor G geordnet.

Formeln der Elterntiere	In der Nachkommenschaft			
	gefunden		berechnet	
	nicht wildfarbig	wildfarbig	nicht wildfarbig	wildfarbig
gg × gg	216	—	216	—
gg × Gg	56	56	56	56
gg × GG	—	89	—	89
Gg × Gg	60	176	59	177
Gg × GG	—	61	—	61
GG × GG	—	48	—	48

G ist mit O absolut gekoppelt, hingegen von allen anderen Faktoren vollkommen unabhängig, wie auch Hurst, Castle und Punnett gezeigt haben.

Faktor O. Die Schwarzloh-Zeichnung. Koppelung zwischen G und O.

Die seit etwa 30 Jahren bekannten Schwarzloh-Kaninchen oder „black and tans“ stehen den wildfarbigen in vieler Beziehung nahe. Bei beiden Farbenschlägen ist der Bauch ganz hell, und auch sonst ist die Ausbildung des dunklen Pigmentes teilweise gehemmt, wodurch an den betreffenden Stellen die gelbliche Grundfarbe hervortreten kann. Während sich dies aber bei den wildfarbigen am ganzen Haarkleid an einer Streifung der Haare erkennen läßt, hat der Oberkörper bei den Schwarzlohen eine vorwiegend schwarze Färbung, und weist nur an einzelnen festliegenden Stellen gelbliche Abzeichen auf. Solche finden

wir rund um die Augen, an den Nasenlöchern, Ohrmuscheln und Backen, im Nacken als sogenannten Keil, an der Brust, an der Innenseite der Hinterpfoten und schließlich strichförmig an beiden Seiten verlaufend (vergl. Fig. 4). Ausdehnung und Farbenton dieser Merkmale ist veränderlich, worauf ich noch zurückkommen werde (vergl. S. 207 und 260).

Die Lohzeichnung ist gegenüber Einfarbigkeit eine einfach mendelnde Eigenschaft. Heterozygoten sind von homozygotisch Lohfarbigen nicht zu unterscheiden. Die Kreuzung der letzten mit **ggoo**-Kaninchen ergab bei uns 29 **F₁**-Tiere, sämtlich mit Lohzeichnung. Die **F₂**-Gene-



Fig. 4. Schwarzloh-Kaninchen.

ration bestand aus 32 Jungen mit und 10 ohne Lohzeichnung. Aus der Rückkreuzung von **F₁**-Tieren mit Einfarbigen fielen 10 schwarzloh und 8 schwarze. — Außer den schwarzloh gibt es noch havannaloh, blauloh usw. gefärbte Kaninchen, denn Faktor **O** ist von den meisten anderen Erbinheiten unabhängig, wie das für **C** bereits auf S. 201 dargestellt wurde und an unserem Material noch für **A**, **D** und **M** gezeigt werden könnte. Haecker (13) hat dasselbe für **N** erwiesen, und Castle (10) endlich erwähnt gelbe Kaninchen, die den Faktor **O** enthalten und ganz wie die gelbwilden aussehen sollen.

Mit **G** hingegen ist **O** stark gekoppelt, worauf bisher Castle (10) und Baur (1) hingewiesen haben¹⁾. Wildfarbigkeit ist über Loh-

¹⁾ Es wäre von größtem theoretischen Interesse, festzustellen, ob auch bei andern Säugetieren, bei denen wildfarbige, schwarze und schwarzloh-farbige Rassen vorkommen (bei Hunden, Ziegen z. B.), ebenfalls diese Koppelung besteht.

zeichnung epistatisch, wenn auch nicht vollkommen, da bei **GgOo**-Kaninchen die bei den black and tans lohfarbigen Stellen etwas heller gefärbt sind als bei den gewöhnlichen wildfarbigen. In der F_2 (**GgOo** \times **GgOo**) müßte man bei freiem Mendeln von **G** und **O** das Verhältnis 12 wildfarbige : 3 Black and tans : 1 schwarz erwarten; demgegenüber fielen bei uns 81 wildfarbige und 29 schwarzlohe, jedoch gar keine schwarzen Tiere. Hierbei sind zwei Versuche mit abweichendem Ergebnis, die im folgenden erwähnt werden, nicht berücksichtigt. Die Erklärung für das Fehlen der schwarzen Tiere liegt darin, daß die **GgOo** F_1 -Tiere vorwiegend oder ausschließlich **Go**- und **gO**-Gameten hervorbringen, wodurch in F_2 das Verhältnis $1 \text{ GGoo} + 2 \text{ GgOo} = 3$ wildfarbige : $1 \text{ ggOO} =$ schwarzloh zustande kommt, dem die gefundenen Zahlen fast genau entsprachen. — Castle teilt das Ergebnis der Kreuzung von **GgOo**-Tieren mit schwarzen (**ggoo**) mit. Er erhielt 44 wildfarbige, 51 schwarzlohe Junge, 14 waren nicht näher bestimmbar, sicherlich aber nicht schwarz. Es befand sich also unter 109 Tieren auch bei diesem Versuch nicht ein einziges schwarzes, wie es im Falle einer Koppelung ja auch zu erwarten war; bei freiem Mendeln hätte hingegen jedes vierte Tier schwarz sein müssen. Die Koppelung zwischen **O** und **G** muß ziemlich stark sein, ob sie aber eine absolute ist, läßt sich aus den bisherigen Versuchen nicht mit Sicherheit entscheiden. Die Versuchsziffern sind nicht hoch genug, um mit Bestimmtheit behaupten zu können, daß neben den vorherrschenden **Go** und **gO**-Gameten nicht auch einzelne mit der Formel **go** und **GO** entstehen. Würde nämlich der Bastard seine Gameten z. B. im Verhältnis $1 \text{ GO} : 15 \text{ Go} : 15 \text{ gO} : 1 \text{ go}$ bilden, so käme in F_2 auf 1024 und im Versuch von Castle auf 32 Tiere nur ein einziges schwarzes.

Einige Forscher, wie Castle (10), Sturtevant (29), Wilson (30) benutzen für diese wie auch für ähnliche Fälle eine von den unseren verschiedene Bezeichnungsweise, indem sie vom System der Eigenschaftspaare abweichend mehrere Eigenschaften als zueinander antagonistisch und als durch Modifizierung ein- und desselben Faktors hervorgerufen betrachten. Nach ihrer Anschauung ist z. B. der Schwarzlohfaktor nur ein „veränderter“ Wildfarbigkeitsfaktor und demnach wäre

die Formel für schwarz **gg**,

„ „ „ schwarzloh etwa **g'g'**,

und „ „ „ wildfarbig **GG**.

g' dominiert über **g**, **G** sowohl über **g'** wie über **g**. Die Einfachheit und die leichte Anwendungsmöglichkeit dieser Schreibweise hat manches

für sich, sie ruft aber auch in verschiedener Beziehung Bedenken hervor, wie Punnett dargelegt hat: insbesondere würde sie versagen, wenn die Koppelung eine nur relative wäre, was ja, wie gezeigt, einstweilen im Bereich der Möglichkeit liegt. Im Verlauf unserer Versuche sind auch tatsächlich zwei Fälle vorgekommen, wo die Koppelung aufgehoben schien, indem **GgOo**-Böcke neben Black and tans und wildfarbigen auch noch schwarze Nachkommen zeigten. Der eine dieser Böcke war der blauwildfarbige Nr. 483, aus dessen Paarung mit schwarzen Häsinnen im ganzen drei Black and tans, 11 wildfarbige und 8 schwarze bzw. blaue Jungen entstanden, obwohl er nachgewiesenermaßen die Formel **GgOo** gehabt hat. Bei näherer Prüfung ergab sich freilich, daß Nr. 483 den Hemmungsfaktor **Q** enthielt, und daß lediglich dieser die Ausbildung des Wild- bzw. Lohcharakters verhindert hat, somit daß die schwarzen Nachkommen kryptomer **G** oder **O** enthalten haben. Ein anderer **GgOo**-Bock Nr. 192 besaß **Q** sicherlich nicht und übertrug dementsprechend auf seine Nachkommen meistens auf normale Weise Wildfarbe oder Lohzeichnung. In drei Kreuzungen von Nr. 192, die neben 13 wildfarbigen und 6 schwarzlohen 3 schwarze Jungen ergaben, waren wiederum die Mütter aus einer möglicherweise **Q** führenden Zucht. Hingegen konnte für die folgende Kreuzung keine entsprechende Erklärung gefunden werden. Häs in Nr. 114 (**Ggoo**) warf, durch Nr. 192 gedeckt, 2 wildfarbige und 2 schwarze Jungen, obwohl sie aus einer Familie stammt, in der nichts auf das Vorhandensein von **Q** hindeutet. Es ist also möglich, daß hier die Koppelung zwischen **O** und **G** durchbrochen worden ist, doch läßt sich das nicht mit Sicherheit behaupten, da die Möglichkeit doch nicht ganz von der Hand zu weisen ist, daß auch hier **Q** — ein Faktor, der oft schwer festzustellen ist — mitgewirkt hat. Immerhin beweist dieser Fall, daß die Koppelung zwischen **G** und **O** noch weiterer Prüfung bedarf.

Die gleichsinnigen Faktoren $Y_1, Y_2, Y_3 \dots$ Fuchsrote Färbung der Hasenkaninchen und Intensität der Lohabzeichen bei den Black and tans.

Wir sahen bereits, daß der Farbenton wildfarbiger Kaninchen wesentlich durch die Ausdehnung der gelben Haarzone beeinflusst werden kann. Je mehr das dunkle Pigment gegen das gelbe zurücktritt, um so heller, rötlicher sind die Tiere. Besonders zeigt sich das bei den

„Belgischen Hasenkaninchen“, die eine auffallend helle, sogenannte „fuchsrote“ Wildfarbe als erbliche Rasseeigentümlichkeit aufweisen. Der rötlich-gelbe Ton derselben vererbt sich nun von der Wildfarbe unabhängig und folgt nicht dem einfachen Spaltungsgesetz, was bereits Horst (14) beobachtet hat. Aus der Kreuzung von Albinos mit Hasenkaninchen erhielt dieser Forscher 70 F_1 -Tiere, die sämtlich wildfarbig waren, bei denen aber eine normale, dunkle Wildfärbung an die Stelle der fuchsroten Schattierung der Hasenkaninchen getreten ist. Die letzte erschien auch bei den 149 wildfarbigen F_2 -Tieren nicht wieder; zwar wechselte die Menge des gelben Pigmentes stark, erreichte aber bei keinem einzigen die gleiche Ausdehnung wie bei den Hasenkaninchen.

Ganz ähnlich ist die Vererbung der lohgelben Farbe bei den Black and tans, die von der Lohzeichnung unabhängig erfolgt. Auch hier geht der bei reinrassigen Tieren leuchtend lohgelbe Ton der Abzeichen durch Kreuzung verloren: sowohl F_1 - wie F_2 -Tiere haben statt der lohfarbigen hellgelbe Abzeichen verschiedener Schattierung.

Die Vermutung liegt nahe, daß die gleiche Vererbungsweise bei beiden Rassen dadurch verursacht wird, daß in beiden Fällen dieselben Erbinheiten mitwirken. Das Verschwinden der fuchsroten bzw. der lohgelben Färbung wird verständlich, wenn man annimmt, daß diese Farbentöne nur bei solchen Tieren auftreten können, welche eine Anzahl gleichsinniger Faktoren enthalten. Bezeichnen wir diese mit Y_1, Y_2, \dots , so wären Black and tans und Hasenkaninchen von der Formel $y_1y_1y_2y_2y_3y_3$, Tiere, bei denen ein Teil der y durch Y ersetzt wäre, würden entsprechend dunkler sein und $Y_1Y_1Y_2Y_2Y_3Y_3$ wäre endlich die Formel für die normal dunkle Wildfarbe, bzw. für ganz schwache Lohabzeichen. Y müßte als dominant gegenüber y angesehen werden, was eine vollkommen ausreichende Erklärung dafür wäre, daß nach der Kreuzung von fuchsroten $y_1y_1y_2y_2y_3y_3$ - mit $Y_1Y_1Y_2Y_2Y_3Y_3$ -Kaninchen in F_1 und größtenteils auch in F_2 nur dunkle Tiere beobachtet worden sind.

Die Existenz der y -Reihe ist einstweilen rein hypothetisch, ich habe sie hier hauptsächlich angeführt, um zu zeigen, daß die geschilderte Modifizierung der Schwarzloh-Eigenschaft nach einer Kreuzung nicht notwendigerweise durch die Modifizierung des Schwarzloh-Faktors bedingt sein muß, wie das von anderer Seite (Haecker 12) nahegelegt worden ist.

Faktor Q. Koppelung zwischen Q und B. Die eisengraue Farbe.

Das Vorhandensein dieser Erbinheit äußert sich darin, daß sie die Wirkung des Faktors G und wahrscheinlich auch des Faktors O aufhebt. **AAXXBBCCDDGG**- und **AAXXBBCCDDGg**-Kaninchen sind, wenn sie Q enthalten, nicht wie gewöhnlich, wildfarbig, sondern schwarz, können aber unter Umständen auch Übergänge von schwarz zu wildfarbig zeigen. Einem schwarzen Kaninchen kann man nicht ansehen, ob es den Faktor Q besitzt oder nicht. Im ersten Fall kann auch ein etwa vorhandener Wildfarbigkeitsfaktor erst aus der Beschaffenheit der Nachkommenschaft erkannt werden. Zur Feststellung der Erbformel solcher Tiere ist eine ziemlich weitläufige Analyse erforderlich, denn die durch Q verursachten Vererbungserscheinungen sind recht verwickelt. Punnett (22), dem das Verdienst ihrer Erforschung gebührt, ist diesbezüglich zu folgenden Ergebnissen gekommen:

„Die durch Q hervorgerufene Wirkung hängt erstens davon ab, ob dieser Faktor in homo- oder heterozygotischem Zustand vorhanden ist, und zweitens davon, ob das Tier in bezug auf B homo- oder heterozygotisch ist. Das Hinzufügen einer Einheit von Q verwandelt ein in bezug auf B homozygotisch wildfarbiges Kaninchen in schwarz mit einzelnen zerstreuten wildfarbigen Haaren (agouti black), während eine zweite Einheit eine rein schwarze Färbung bewirkt. Wenn hingegen das wildfarbige Tier in bezug auf B heterozygotisch ist, ruft die Zugabe sowohl von einer als auch von zwei Einheiten von Q die gleiche Wirkung, nämlich eine rein schwarze Färbung, hervor. Das Vorhandensein von Q macht im Aussehen eines ohnehin schwarzen Tieres keinen Unterschied aus.“ Demnach sind also Kaninchen mit der Formel **BBQqGG** schwarz mit einer Spur von Wildfarbigkeit, dagegen jene mit den Formeln **BBQQGG**, **BbQqGG** und **BbQQGG** rein schwarz und von **BBqqgg**-Kaninchen nicht zu unterscheiden. Auf braunwilde und nach unseren Versuchen wahrscheinlich auch auf blauwilde Tiere übt Q eine entsprechende Wirkung aus; bei gelben Kaninchen kommt hingegen der Faktor Q nicht vor, da er mit B absolut gekoppelt ist.

Die Färbung der erwähnten **B BQqGG**-Kaninchen (der agouti-blacks von Punnett) ist verschieden, je nachdem diese in bezug auf C homo- oder heterozygotisch sind. Im ersten Falle (**BBCCQqGG**) ist der Balg schwarz und läßt die Wildfarbigkeit nur an einzelnen Haaren erkennen, die am zahlreichsten in der Nackengegend vorhanden sind. **BBCcQqGG**-Kaninchen sind dagegen am ganzen Körper wildfarbig, allerdings viel

dunkler als die normalwildfarbigen, von denen sie sich ohne Schwierigkeiten unterscheiden lassen, besonders da auch ihr Bauch oft deutlich wildfarbig, niemals aber so hell wie bei den gewöhnlichen wildfarbigen ist. Die Züchter bezeichnen solche Tiere, die besonders in Zuchten des belgischen Riesenkaninchens häufig vorkommen, als eisengrau.

Auch im Institut für Vererbungsforschung war Gelegenheit vorhanden, den Faktor **Q** zu beobachten, der anscheinend bei gewissen Rassen — belgische Riesen, Holländer — oft vorhanden ist. Er wurde zuerst durch das schwarze Holländer-Weibchen Nr. 2 in unsere Zucht gebracht, was dadurch bemerkbar wurde, daß Nr. 2, durch ebenfalls schwarze Böcke gedeckt, wiederholt wildfarbige Jungen warf. Zu einem näheren Studium von **Q** sind aber unsere Tiere wenig geeignet, da der **Q** führende Stamm holländisch, zum Teil sogar sehr wenig gefärbt war, so daß die räumliche Beschränkung der Färbung die Erkennung feinerer Unterschiede derselben nicht gestattete. Im allgemeinen stimmen unsere Versuche mit denen von Punnett überein. Auf ihre ausführliche Wiedergabe verzichte ich aus dem soeben erwähnten Grunde, nur das Ergebnis derjenigen Versuche ist unten zusammengestellt, die eine Prüfung der Koppelung zwischen **B** und **Q** gestatten: wie aus Tabelle VIII ersichtlich, war auch bei uns die Koppelung anscheinend absolut.

Tabelle VIII.

Prüfung der Koppelung zwischen **Q** und **B**.

Formeln der Elterntiere	In der Nachkommenschaft						
	bei absoluter Koppelung			bei freiem Mendeln			
	der Faktoren Q und B						
	gelb	gelb-wild	schwarz	gelb	gelb-wild	schwarz	wildf.
Bb Qq Gg × bb qq gg gefunden	4	7	9	—	—	—	—
" " berechnet	5	5	10	7,5	2,5	7,5	2,5
Bb Qq Gg × bb qq Gg gefunden	11	29	41	—	—	—	—
" " berechnet	10,12	30,38	40,50	25,31	15 19	25,31	15,19
Bb Qq Gg × Bb Qq Gg gefunden	1	4	24	—	—	—	—
" " berechnet	1,81	5,44	21,75	5,89	1,36	17,67	4,08

Eine gewisse Abweichung von Punnetts Versuch zeigte sich darin, daß unsere gleichzeitig **G** und **Q** enthaltenden Kaninchen mehr zur Wildfarbigkeit neigten, als die Tiere dieses Forschers. So besaßen bei

uns sogar die meisten **BbQqGG**-Tiere eine mehr oder minder große Anzahl Haare mit Wildcharakter und waren daran leicht von den normal-schwarzen zu unterscheiden. Ferner sind häufig Kaninchen geworfen worden, die eisengrau gefärbt waren, obwohl sie den Faktor **C** homozygotisch enthielten, während nach Punnett doch alle eisenfarbigen **Cc** sein müßten. Ich glaube, daß dieser scheinbare Widerspruch sich darauf zurückführen läßt, daß in bezug auf **D** Punnetts Versuchstiere sämtlich homozygotisch, die unseren dagegen größtenteils heterozygotisch waren. Ferner scheint **D** bei der Bestimmung der dominant-schwarzen Farbe eine ähnliche Rolle zu spielen wie nach Punnett **C**, indem **Dd**-Tiere mehr wildfarbige Haare aufweisen als solche mit **DD**, aber sonst mit entsprechender Formel¹⁾. Wir würden also auch hier die eigentümliche Erscheinung vor uns haben, daß durch Hinzukommen des Faktors **Q** die Unterscheidung von Homo- und Heterozygoten ermöglicht wird, die sich sonst vollkommen gleichen.

Ebensowenig wie über diese Frage läßt sich über die Wirkung von **Q** auf den Black and tan Faktor **O** ein abschließendes Urteil aussprechen. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß **Q** unter Umständen zu **O** in analoger Weise epistatisch ist wie zu **G**. Darauf läßt der Umstand schließen, daß die **BbQqGgoo**-Häsin Nr. 2, durch den geprüft homozygotischen **oo**-Bock Nr. 5 gedeckt, neben 7 wildfarbigen auch 2 schwarze Jungen geworfen hat. Einer der letzten erwies sich von der Formel **BBQqGgOo**, besaß also kryptomer sowohl Schwarzloh- wie Wildfarbe, was auch sein etwas heller Bauch andeutete. Da **Q** mit **B** absolut gekoppelt ist, muß dieser Faktor selbstverständlich von all denjenigen Erbinheiten unabhängig mendeln, für die das in bezug auf **B** nachgewiesen ist.

Faktor N. Die russischen Kaninchen.

Russische oder Himalaja-Kaninchen, von einigen Autoren auch als „akromelanistische Albinos“ bezeichnet, sind weiß gefärbt mit Ausnahme der vier Pfoten, der Ohren und der Nase, die bei erwachsenen Tieren stets pigmentiert sind (vgl. Fig. 5). Bei der Geburt sind auch diese Stellen weiß und überziehen sich erst im Alter von etwa sechs Wochen mit dunkler Farbe. Etwa zur gleichen Zeit verwandelt sich auch das zuerst etwas schmutzige Weiß des übrigen Körpers in ein reines Weiß. Die Augen der Himalajas sind rot. Russische Zeichnung verhält sich

¹⁾ Diese Vermutung hat sich bestätigt, vergleiche Nachtrag.

gegenüber voller Färbung wie eine einfach rezessive, gegenüber Albinismus wie eine einfach dominante Eigenschaft: aus der Kreuzung russischer mit albinotischen Kaninchen fallen nie ganz gefärbte Tiere. Demnach müssen — wenn wir den Faktor für Einfarbigkeit mit N , jenen für russische Zeichnung mit n bezeichnen —

alle Albinos von der Formel $aann$,

die Russen „ „ „ $AAnn$ oder $Aann$

und die Ganzgefärbten „ „ „ $AA NN$, $Aa Nn$ oder $AA Nn$ sein.

Ferner muß zwischen A und N eine absolute Koppelung stattfinden, da ja sonst nach der Kreuzung von einfarbigen mit albinotischen Ka-



Fig. 5. Russisches Kaninchen.

ninchen russisch gefärbte F_2 -Tiere ausspalten müßten, was bis jetzt nie beobachtet worden ist.

Tiere mit Russenzeichnung lassen sich in allen möglichen Farbschlägen züchten, nur gelbe sind noch nicht bekannt. Punnett behauptet sogar diesbezüglich, daß die Himalaja-Kaninchen gelbes Pigment nicht ausbilden können.

Unsere wenigen Versuche mit russischen Kaninchen bestätigten vollkommen die Richtigkeit obiger Ausführungen, da die Kreuzung mit voll gefärbten Tieren ausschließlich normalpigmentierte, die Kreuzung mit Albinos russische Jungen ergab. Eine F_2 wurde nur aus der erstgenannten Zucht gezogen. Sie bestand aus 30 Russen und 89 ganz gefärbten Tieren, was fast genau dem Verhältnis 1 : 3 entspricht.

Schließlich konnte die Unabhängigkeit des Faktors **N** von **D**, **G** und **P** festgestellt werden¹⁾.

Faktor P. Die Silberkaninchen.

Ähnlich den russisch-gefärbten machen auch die Silberkaninchen in ihrer Jugend eine Verfärbung durch. Nach ihrer Geburt sind Tiere dieser Rasse von anderen nicht zu unterscheiden, im Alter von einigen Wochen erscheinen aber zwischen normal pigmentierten Haaren solche, die an der Spitze oder gar in ihrer ganzen Länge weiß gefärbt sind. Mit der Zeit nimmt die Zahl derselben zu; dadurch erhalten die Tiere



Fig. 6. Hellsilber.

ein eigenartig bereiftes Aussehen (vgl. Fig. 6). Es gibt verschiedene Schläge mit Silberung, die sich an der Anzahl der weißen Haare und auch an der Grundfärbung unterscheiden lassen; letztere ist bei den „Grau-Silbern“ und auch bei einem Teil der „Blau-Silber“ entgegen ihrem Namen schwarz, bei den „Braun-Silbern“ wildfarbig. Nach dem Grade der Silberung unterscheiden wir Hell-Silber, Mittel-Silber und Dunkel-Silber.

Die Angaben der Züchter, denen zufolge Silberung bei Kreuzung mit anderen Rassen dominant ist, ließen sich durch uns bestätigen.

¹⁾ In den weißen Körperstellen der russisch gefärbten Kaninchen läßt sich durch Rasur u. ä., wie Schultz (24 • 27) gezeigt hat, die Entstehung gefärbter Haare hervorrufen.

Alle 31 Jungen, die aus solchen Kreuzungen fielen, waren gesilbert, allerdings war die Anzahl der Silberhaare eine geringere als bei ihrem sehr stark gesilberten Vater, einem sogenannten „Müller“. Auch untereinander waren die F_1 -Tiere sehr ungleich, die Silberung wechselte zwischen Dunkel- und Mittel-Silber. In F_2 waren die meisten Tiere wiederum gesilbert; genaue Aufzeichnungen darüber wurden jedoch nur bei der Nachkommenschaft der Kreuzung Russen-Kaninchen \times „Hell-Silber“ gemacht. Die dabei gefundenen Zahlen entsprachen ungefähr jenen, die hätten entstehen müssen, wenn die Silberung durch einen einzigen Faktor bedingt wäre und beweisen, daß dieser vermutliche Faktor von **n** frei mendelt. Zu erwarten nach der Formel $Nn Pp \times Nn Pp$:

1 Russe, 3 Silber-Russen, 3 schwarz, 9 Schwarz-Silber.

Auf die Versuchszahl von 33 berechnet:

2,06 Russen, 6,19 Silber-Russen, 6,19 schwarz, 18,56 Schwarz-Silber.

Gefunden:

3 Russen, 4 Silber-Russen, 4 schwarz, 22 Schwarz-Silber.

Die Variabilität der Silberung war auch in F_2 sehr groß und deutete darauf hin, daß entweder neben dem Hauptfaktor für das Vorhandensein der Silberung (**B**) noch einige Nebenfaktoren bei Bestimmung der Zahl der Silberhaare wirksam sind oder aber darauf, daß Silberung durch mehrere gleichsinnige Erbeinheiten bedingt wird. Für die letzte Auffassung spricht der Umstand, daß die Vererbungserscheinungen bei der Silberung außerordentlich mit denen bei der — so gut wie sicher — polymeren Holländer-Zeichnung übereinstimmen, dies zeigt sich einerseits am Vorhandensein einer kontinuierlichen Reihe — angefangen bei Kaninchen mit nur einzelnen Silberhaaren bis zu solchen Tieren, bei denen fast alle Haare weiß sind — andererseits in der Ungleichmäßigkeit der F_1 - und F_2 -Generationen. Von Interesse ist auch der Umstand, daß es neben der dominanten noch eine rezessive Silberung gibt. Diese haben wir zwar bei unseren Versuchen nicht beobachten können, doch ist sie von Hurst (15) und Hagedoorn (11) festgestellt worden. Hagedoorn benutzt für sie das Symbol **f**.

Die vorhin angeführte anscheinend monohybride Spaltung ist kein Beweis gegen die Polymerie, denn auch gleichsinnige Faktoren können unter Umständen ähnliche Zahlenverhältnisse hervorrufen.

Faktor **P** oder vielleicht richtiger die Faktorenreihe $P_1 P_2$ zeigte sich bei uns mit den Erbeinheiten **B**, **D**, **G**, **N** und $S_1 S_2$ nicht gekoppelt.

Faktor M. Die Japaner-Zeichnung.

m ist ein Faktor, der die volle Wirkung von **B** verhindert. **mmBB**-Tiere können dunkles Pigment nur an mehr oder minder großen Teilen des Körpers entwickeln, zwischen denen Flecke mit gelber Farbe erhalten bleiben. Die Ausdehnung dieser Flecke ist außerordentlich wechselnd und ihre Umrisse sind verschwommen (vgl. Fig. 7). Die gelben Abzeichen treten ganz unregelmäßig an den verschiedensten Stellen auf, während im allgemeinen jede Art von Scheckung bestimmte Körperteile bevorzugt. Gelbgescheckte Kaninchen werden „Japaner“ genannt und kommen in verschiedenen Farbschlägen vor, nach Hagedoorn (11) sind

AABBCUDDmm-Kaninchen schwarz mit rußig-gelben Flecken,
AABBCcDDmm „ braun mit orangefarbenen Flecken,
AABBCUddmm „ blau mit fahlgelben Flecken.

Die meisten Japaner-Kaninchen haben gleichzeitig weiße Holländer-Abzeichen und sind demnach dreifarbig. Eine Koppelung zwischen beiden Zeichnungen scheint aber nicht zu bestehen.

Japaner-Zeichnung ist gegen Einfarbigkeit rezessiv. Dies ist aber auch alles, was sich über ihre Vererbung mit Sicherheit behaupten läßt. Eine ausführliche Analyse dieser Färbung ist meines Wissens noch nicht unternommen worden, auch unser Material, das ich in Tabelle IX zusammengestellt habe, ist nicht groß genug, um zu beweisen, daß hierbei nur ein einziger Faktor wirksam war, da ja die wechselnde und nach Castle (8) erbliche Ausdehnung der Flecken weitere Erbinheiten vermuten läßt.

Tabelle IX.

Kreuzungen mit **mm**- und **Mm**-Kaninchen.

Vermutliche Formeln der Eltern	bei einfacher Spaltung			
	gefunden		zu erwarten	
	schwarz	schwarz-gelb	schwarz	schwarz-gelb
mm × MM	33	—	33	—
mm × Mm	9	6	7,5	7,5
Mm × Mm	29	6	26,25	8,75
Mm × MM	43	—	43	—

In einer früheren Arbeit (8) behauptete Castle, daß der Faktor für Japaner-Zeichnung (**E₁**) lediglich eine Zwischenstufe zwischen dem Faktor für Ausdehnung des dunklen Pigmentes (**E**) und jenem für Einschränkung desselben darstellt, und daß er zu beiden „alternativ“ ist,

In unserer Ausdrucksweise würde das eine absolute Koppelung zwischen **B** und **M** bedeuten, für die wir jedoch keine Zeichen gefunden haben¹⁾. Auch Castle scheint diesbezüglich zu anderer Ansicht gekommen zu sein, da in einer neueren Arbeit (10), in der alle bekannten Fälle absoluter Koppelung bei den Nagetieren zusammengestellt hat, **B** und **M** nicht angeführt sind. — Hagedoorn bemerkt sogar (11), daß Castle die Unabhängigkeit von **B** und **M** voneinander bewiesen haben soll; da ich aber in keiner Arbeit Castles eine diesbezügliche Bemerkung finden konnte, glaube ich, daß hierbei eine Verwechslung vorliegt.

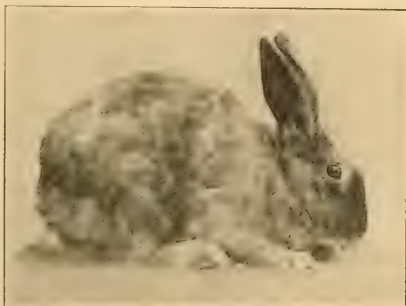


Fig. 7. Japanisches Kaninchen.

Faktor K. Die englischen Schecken.

Bei dem Kaninchen kennen wir zwei voneinander scharf abweichende Rassen mit weißer Scheckung, die Holländer und die englischen Schecken. Ein Vergleich der Fig. 8 mit den Holländer Photographien (Fig. 11—17) zeigt am besten den Unterschied zwischen beiden, der hauptsächlich darin besteht, daß bei den Holländern das Pigment in der Regel geschlossene Zonen bildet, während bei den englischen Schecken stets unzusammenhängende kleine Flecken zu finden sind, selbst wenn gleichzeitig größere „Platten“ vorkommen, welche übrigens von den Züchtern nicht gerne gesehen werden. Ein gutes Zuchttier besitzt nur etwa talergroße Flecken, die in Ketten am Rücken und an den Seiten angeordnet sind. Das in Fig. 8 abgebildete Kaninchen befriedigt in dieser Beziehung nicht, hingegen zeigt es gute Ausbildung eines weiteren

¹⁾ Vergl. jedoch Nachtrag S. 266.

Unterscheidungsmerkmals, des „Schmetterling“-Abzeichens an der Nase, das dieser Rasse eigentümlich ist und auch Anlaß zu ihrer englischen Bezeichnung „butterfly“ gegeben hat. Bei Holländern ist hingegen die Nasenspitze stets weiß. Es gibt nun auch Holländer-Abkömmlinge, bei denen die Farbe ebenfalls nur noch in einzelnen Flecken auftritt, diese sind dann aber immer auf die Augengegend und den Hinterkörper beschränkt, während sie bei den englischen Kaninchen über den ganzen Rumpf verteilt sind.

In bezug auf die Vererbung dieser Scheckung behauptet Hagedoorn in Übereinstimmung mit Castle, daß sie bei Kreuzung mit einfarbigen



Fig. 8. Widderkaninchen mit englischer Scheckung.

Tieren dominiert und sich nach dem einfachen Spaltungsgesetz vererbt. Castle (9) stützt sich hierbei auf sehr große Zahlen. Er erhielt aus der Rückkreuzung heterozygotisch gescheckter **Kk**-Tiere mit einfarbigen (**kk**) 429 gescheckte und 422 ungescheckte Junge, was vollkommen beweist, daß diese Scheckung tatsächlich eine einfach dominante Eigenschaft ist. Das ist schon deswegen bemerkenswert, weil sonst die Scheckung bei den Nagetieren durchaus rezessiver und polymerer Natur zu sein scheint, da neuerdings die durch Durham (35) und Little (37) beobachtete scheinbare Dominanz gewisser weißer Abzeichen durch Plate (42) wohl mit Recht auf rezessive gleichmäßige Faktoren zurückgeführt worden ist. Faktor **K** ist auch die einzige sicher fest-

gestellte Erbinheit bei dem Hauskaninchen, die über die Farbe des Wildkaninchens dominant ist.

Die wenigen im Institut für Vererbungsforschung über englische Scheckung angestellten Kreuzungen fielen nach Erwartung aus und zeigten außer dem folgenden Versuch nichts Bemerkenswerthes.

Aus der Paarung eines vorschriftsmäßig gezeichneten englischen Bockes mit einer Häs in, die Holländer Abzeichen hatte, wurde u. a. das in Figur 9 abgebildete Tier (Nr. 8) geworfen. Dieses hatte für einen englischen Schecken auffallend wenig Farbe, was wohl davon herrührt, daß es gleichzeitig Holländer-Abzeichen besaß, wofür mir das vollkommene Fehlen des „Schmetterlings“ ein Zeichen zu sein scheint.



Fig. 9. Bastard zwischen englischem Scheck und Holländer.

Nr. 8, die nach ihrer Abstammung heterozygotisch **Kk** sein mußte, warf dementsprechend, durch einfarbige Böcke gedeckt, 13 englische und 13 nicht englische Jungen; von den nicht englischen waren 5 einfarbig, während 7 Holländer-Abzeichen an der Nase und an den Pfoten aufwiesen. Auch die englischen Schecken waren untereinander verschieden, indem einige davon der Mutter ähnlich waren, während andere mehr Farbe und insbesondere auch einen Nasenfleck besaßen (vergl. Figur 10).

Dieser Versuch zeigt, daß holländische und englische Scheckung sich miteinander vereinigen lassen, und daß sie nachher deutlich aufspalten, er ist aber auch ein gutes Beispiel dafür, wie eine durch einen einzigen Faktor bedingte Zeichnung durch Hinzukommen einer weiteren Erbinheit verändert werden kann. Demnach darf man die durch

Kreuzung entstandene „Modifizierung“ einer solchen Eigenschaft, selbst wenn sie erblich bleibt, nicht ohne weiteres als einen Beweis für die Unreinheit der Gameten betrachten, wie es vielfach noch immer geschieht. Gerade die erblichen Abweichungen in der englischen Scheckung wurden durch Castle (9) zur Unterstützung seiner Theorie von der Modifizierbarkeit der Gameten angeführt, uns scheint hingegen sein Versuch nur zu beweisen, daß auch bei dieser Rasse besondere Erbinheiten die Ausdehnung der Scheckung beeinflussen.

Eine Koppelung von **K** mit einem anderen Faktor ist einstweilen nicht bekannt. Neben den eigentlichen englischen Kaninchen besitzen diese Erbinheit auch noch die belgischen Landkaninchen (*Lapins pa-*



Fig. 10. Einer der Söhne des Tieres auf S. 217.

pillous belges), die deutschen Riesenschecken, ein Teil der französischen und englischen Widder und schließlich die rheinischen Scheckkaninchen, die gleichzeitig auch **mm** enthalten und demnach dreifarbig schwarz-gelb-weiß gescheckt sind.

Die Schecken der Holländer-Reihe.

Über die Vererbung der sogenannten Holländer-Zeichnung bei den Kaninchen ist im Gegensatz zu den vielfach behandelten ähnlichen Scheckungserscheinungen anderer Nagetiere bis jetzt recht wenig bekannt. Veröffentlicht hat seine diesbezüglichen Untersuchungen meines Wissens nur Hurst (15), der aus der Kreuzung von Holländern mit einfarbigen Kaninchen eine im Durchschnitt intermediäre, im einzelnen

aber sehr ungleichm  ige Nachkommenschaft erhielt, deren F_2 ziemlich genau in 25% Holl nder, 50% intermedi re und 25% einfarbige aufspaltete. Dies  berzeugte ihn davon, da  die Holl nder-Zeichnung oder „dutch pattern“ eine einfach mendelnde Eigenschaft gegen ber Einfarbigkeit „self colour“ ist. Im Jahre 1913 erschien von Hurst eine weitere Abhandlung  ber Zuchtversuche mit Holl nder-Kaninchen (Breeding Experiments with dutch Rabbits Burbage Exp. Station), die ich mir jedoch nicht verschaffen konnte. Nach einer k rzeren Note (16) zu urteilen, scheint er darin eine Auffassung zu vertreten, die der unten geschilderten von Hagedoorn ziemlich nahesteht (vergl. das Referat auf S. 263).



Fig. 11. Vorschriftsm  ig gezeichnetes Holl nder-Kaninchen.

Auch andere Autoren behandelten diesen Gegenstand, aber ohne dazu eigene Versuche unternommen zu haben. So bezeichnete Castle (8) den Faktor f r Einfarbigkeit mit **U** (uniformity) und behauptete, da  dieser dominant gegen ber dem Scheckungsfaktor **S** (spotting) ist, bringt aber f r diese Dominanz keine Beweise, da er sich lediglich auf Hurst beruft, obwohl letzterer ausdr cklich sagt, da  die Heterozygoten intermedi r gezeichnet sind. — Hagedoorn (11) nimmt eine gr  ere Anzahl von Faktoren an, die die Scheckung beeinflussen sollen, aber nur dann in Erscheinung treten k nnen, wenn ein epistatischer Faktor f r Einfarbigkeit: **L** homozygotisch durch **I** ersetzt wird. Urspr nglich bezieht sich diese Theorie auf die Scheckung bei den M usen. Schlie lich erw hnt noch Punnett an einer Stelle, da  er Versuche  ber die sehr ver-

wickelten Vererbungserscheinungen bei der Holländer-Scheckung anstellt. Er scheint diese aber noch nicht abgeschlossen zu haben, da er die Ergebnisse bisher nicht bekanntgegeben hat. — Die im Institut für Vererbungsforschung unternommenen Holländer-Kreuzungen führten zu ganz abweichenden Schlüssen, über die jedoch außer einer kurzen Mitteilung in Baur's Vererbungslehre, S. 118, noch nichts erschienen ist. In dieser Arbeit sollen nun die diesbezüglichen Versuche ausführlich erörtert werden, vorher jedoch erscheint es mir angebracht, eine kurze Beschreibung der Holländer-Kaninchen und ihrer von mir benutzten Einteilung zu geben.

Der typische „Holländer“, wie ihn der Züchter erstrebt, hat eine genau festliegende Zeichnung mit scharfen Umrissen: auf weißem Grunde befinden sich zwei gefärbte Zonen (vgl. Fig. 11), deren eine die ganze hintere Hälfte des Körpers mit Ausnahme der weißen „Manschetten“ an den Pfoten bedeckt und ziemlich genau in der Mitte des Rumpfes durch den sogenannten „Ring“ nach vorne scharf abgegrenzt wird. Die zweite, vordere Zone besteht aus zwei großen ovalen Flecken — einem rechts und einem links —, die die Augengegend und den größten Teil des Gesichtes bedecken und zwischen den ebenfalls gefärbten Ohren und am Genick verschmelzen. Die Schnauzengegend und anschließend ein über den Nasenrücken bis etwa zu den Ohren verlaufender Streifen, die sogenannte „Blesse“, sind stets weiß.

Eine konstante Rasse mit der beschriebenen Zeichnung konnte bis bis jetzt nicht gezüchtet werden. Auch die besten Zuchttiere werfen einen hohen Prozentsatz Tiere, die teilweise nur wenig, teilweise aber auch sehr beträchtlich von den Eltern abweichen. Es erscheinen dabei in der Zeichnung die mannigfaltigsten Abstufungen, angefangen bei Tieren, bei denen die Färbung sich über den ganzen Körper erstreckt, bis zu solchen, bei welchen sie auf einen kleinen Fleck an der Schwanzwurzel beschränkt ist. Wie verschieden diese Typen nun auch voneinander sein mögen, besitzen sie doch alle eine gemeinsame Eigenschaft, die sie von anderen Schecken unterscheidet, und welche ihre Zusammenfassung in die Gruppe der Holländer Schecken rechtfertigt. Das Pigment ist nämlich bei ihnen nicht etwa regellos über den Körper verteilt, sondern nach einem für diese Rasse allgemein gültigen Gesetz. Dieses bestimmt die Reihenfolge, in der die einzelnen Körperteile nacheinander von der Färbung ergriffen werden, und zwar erfolgt dies derart, daß die Pigmentierung sich stufenartig über den Körper ausdehnt, bis sie ihn schließlich ganz bedeckt. Daran anschließend teilte ich

nun unsere Versuchstiere in eine Anzahl von Stufen ein, um das Material übersichtlicher zu gestalten, ähnlich wie es Castle (32) und Plate (42) in ihren Arbeiten über die Scheckung von Ratten bezw. Mäusen getan haben. Im folgenden gebe ich eine Beschreibung der einzelnen Stufen, damit das später bei der Behandlung der Versuche nicht bei jedem Tier besonders zu geschehen braucht. Einige Stufen werden auch durch Photographien erläutert: für sämtliche wird eine Skizze des Felles beigefügt, wie sie für fast alle Tiere in unseren Zuchtbüchern eingezeichnet worden ist.



Fig. 12. Husumer Kaninchen (St. II), rechte Seitenansicht.

Stufe I. Es erscheint zuerst ein kleiner Fleck an der Schwanzwurzel (vergl. Fig. 18 a), der Stelle, die die Pigmentierung am längsten festhält und dementsprechend bei allen untersuchten Holländern gefärbt war. Stärker pigmentierte Tiere dieser Stufe haben noch kleine Flecken an den Augen und in der Analgegend (vergl. Fig. 18 b). Beide Augen sind stets blau.

Stufe II (vergl. Fig. 12, 13, 18 c, d, e). Der Schwanzwurzelfleck dehnt sich aus, außerdem tritt an der hinteren Körperhälfte eine oft erhebliche Anzahl von Flecken auf, die aber noch nicht in zu-

sammenhängende Platten verschmolzen sind. Die Augenflecke können sich bis zu den Ohrwurzeln hinziehen, die Ohren selbst sind häufig gescheckt. Beide Augen sind zumeist blau, seltener eines blau und eines braun; letztere Zusammenstellung kommt manchmal auch in höheren Stufen vor, falls nicht, wie es die Regel ist, beide Augen eine dunkle Färbung haben. Kaninchen der Stufen I und II sind den Züchtern unter dem Namen „blau-ängige Schecken“ oder „Husumer“ bekannt.



Fig. 13. Husumer Kaninchen (St. II), linke Seitenansicht.

Stufe III (vergl. Fig. 14 und 18 f, g). Die Flecken der hinteren Körperhälfte haben sich zu einer zusammenhängenden Pigmentzone vereinigt, die aber nicht dieselbe Ausdehnung wie bei den typischen Holländern hat und noch von einzelnen weißen Stellen unterbrochen sein kann. Die Flecken an den Backen sind ziemlich groß, die Ohren fast immer ganz gefärbt.

Stufe IV (vergl. Fig. 18 h) unterscheidet sich von der folgenden nur dadurch, daß die Verbindung zwischen dem rechten und dem linken Backenfleck fehlt, so daß die Blesse bis zu der weißen Rumpfzeichnung durchgeht.

Stufe V (vergl. Fig. 3, 11, 18i). Vollkommen typische Holländer, wie sie auf S. 220 beschrieben worden sind.



Fig. 14. Holländer Kaninchen der St. III.

Stufe VI (vergl. Fig. 15, 18j, k, l). Der weiße Ring zwischen der vorderen und der hinteren Pigmentzone ist schmaler geworden,



Fig. 15. Holländer Kaninchen der St. VI.

jedoch ohne daß diese miteinander verschmelzen würden. Kopfzeichnung und Manschetten sind noch in ziemlich typischer Ausbildung vorhanden.

Stufe VII (vergl. Fig. 16, 19 m, n). Die eine Seite entspricht noch mehr oder minder der Zeichnung von Stufe V. An der anderen aber



Fig. 16a. Holländer Kaninchen der St. VII, rechte Seitenansicht.

sind die beiden Pigmentzonen vereint und bedecken diese Seite ganz, mit Ausnahme von etwa vorhandenen weißen Abzeichen

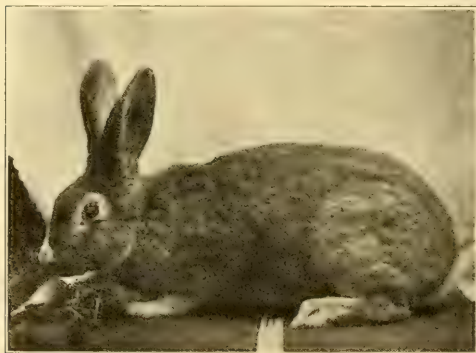


Fig. 16b. Holländer Kaninchen der St. VII, linke Seitenansicht.

geringer Ausdehnung. Die Manschetten sind verkleinert oder verschwunden, die Blesse ist schmaler und kürzer geworden.

Stufe VIII (vergl. Fig. 17 und 19o, p, r). Wir finden nur noch kleine weiße Flecken, die seltener an den Hinterpfoten, häufiger an den vorderen, ferner an Brust, Hals, Stirn und Nasenspitze auftreten. Diese Abzeichen verschwinden etwa in folgender Reihenfolge: Hinterpfoten, Brust und Hals, Nase, Vorderpfoten, Stirn. Am hartnäckigsten hält sich ein weißer Stern an der Stirn und ein kleiner Fleck an den Zehen der Vorderläufe.

Stufe IX (vergl. Fig. 19s). Tiere ohne jede Spur von weißen Abzeichen, die sich aber von denen der vorhergehenden Stufe nicht deutlich unterscheiden lassen, da die Tiere oft nur einen ganz



Fig. 17. Kaninchen mit Holländer-Abzeichen (St. VIII).

kleinen Fleck oder gar nur einzelne weiße Haare besitzen. Aus diesem Grund habe ich in den Tabellen rein gezüchtete einfarbige Tiere zur Unterscheidung von den Kaninchen mit Holländerblut, die man nicht mit Bestimmtheit als einfarbig ansprechen kann, in eine weitere Gruppe, in die

Stufe X eingeteilt.

Die einzelnen Stufen sind natürlich gegeneinander nicht scharf abgegrenzt, sondern gehen ineinander über. Manchmal ist es schwer zu bestimmen, in welche Stufe ein Tier gehört. Kein einziges ist aber unter den etwa 500 Holländer-Kaninchen des Instituts für Vererbungsforschung, die abgebildet oder ausführlich beschrieben worden sind, beobachtet worden, das nicht in die oben angeführte Stufenfolge gepaßt

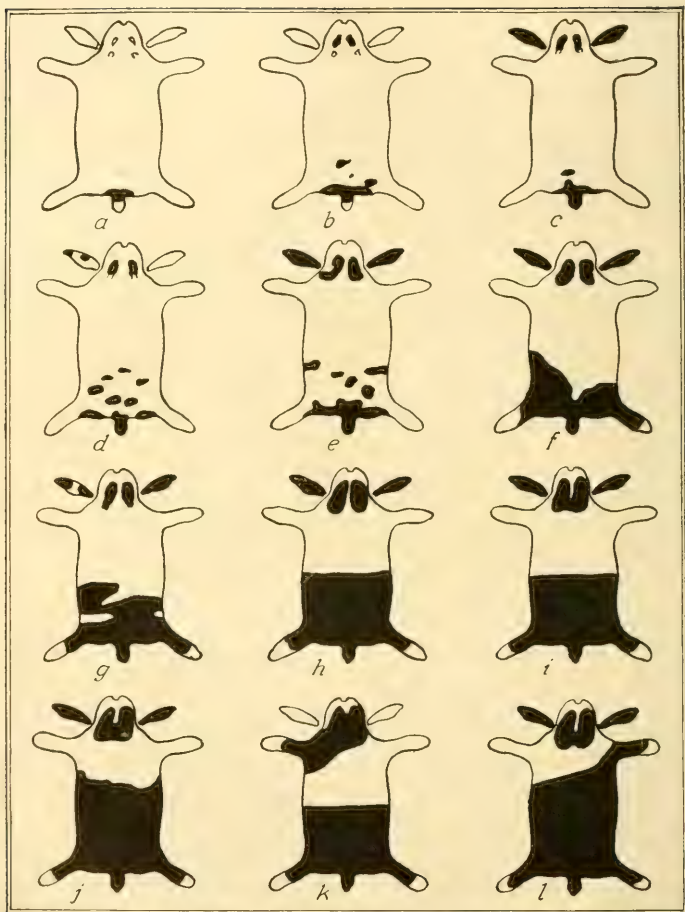


Fig. 18.

Skizzen von verschiedenen gezeichneten Holländer-Kaninchen. a, b = St. I.
c, d, e = St. II. f, g = St. III. h = St. IV. i, j = St. V. k, l = St. IV.

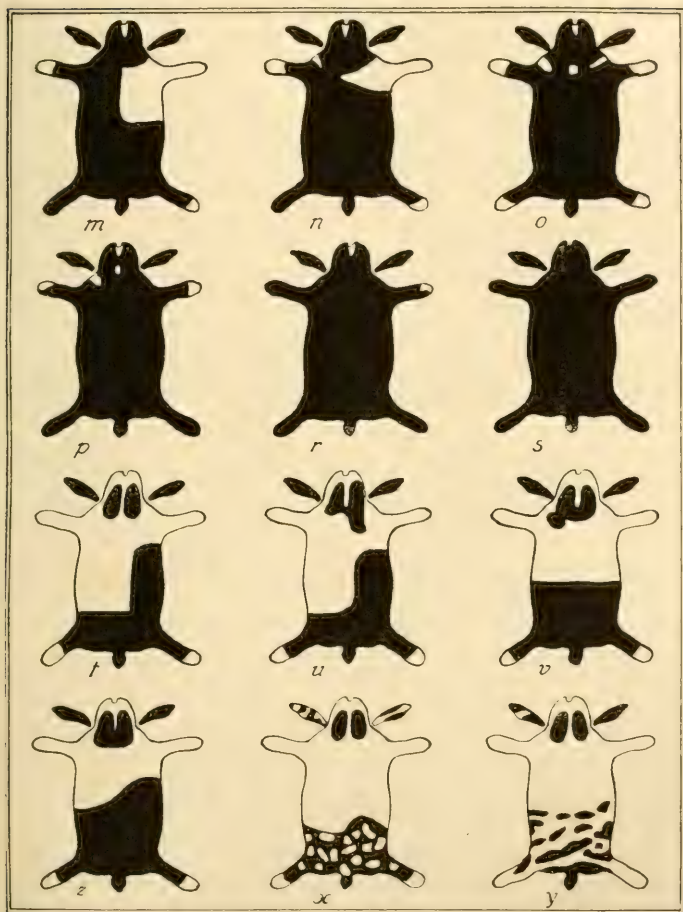


Fig. 19.

Skizzen von verschiedenen gezeichneten Holländer-Kaninchen. m, n = St. VII.
o, p, r = St. VIII. s = St. IX. t, u = St. IIIa. v, z = St. Va. x, y = IIa.

hätte. Es war z. B. kein einziges vorhanden, das etwa an den Hinterpfoten weiße Abzeichen gehabt hätte und an den vorderen keine, auch kein Husumer mit Flecken an einer anderen Stelle als an den Augen und am Hinterkörper usw. Obgleich die Zeichnung der einen Seite von der der anderen bis zu einem gewissen Grade unabhängig ist und infolgedessen die wenigsten Tiere symmetrisch sind, überschreiten die Abweichungen zwischen den beiden Seiten doch meistens nicht die Grenzen einer Stufe. Nur bei einer Gruppe von Tieren ergaben sich Schwierigkeiten in der Einteilung, so daß ich sie in eine besondere

Unterstufe IIIa zusammenfassen mußte. Die Skizzen 19 t, u zeigen zwei solche Tiere, die rechts, wie in Stufe VI, links, wie in Stufe III beschrieben, gezeichnet sind. Die Summe ihrer Pigmentierung ist etwa die für die Stufe IV normale, trotzdem habe ich sie besonders behandelt, damit die beiden typischen Holländerstufen IV und V ganz rein erhalten bleiben. Aus demselben Grunde kamen eine Anzahl Tiere in eine weitere

Unterstufe Va, die ein ganz geringes Übermaß von Farbe gegenüber der Stufe V aufwiesen (vergl. Fig. 19 v, z). Für einige Tiere, die im Laufe der Analyse eine Sonderstellung in bezug auf die Vererbung gezeigt haben, hat sich schließlich noch die Einschaltung einer

Unterstufe IIa als zweckmäßig erwiesen, nämlich für Kaninchen, bei denen die hintere Pigmentzone etwa dieselbe Ausdehnung wie in Stufe III hat, aber noch gescheckt ist (vergl. Fig. 19 x, y).

Die Einreihung der lebend nicht mehr vorhandenen Tiere in die einzelnen Stufen unternahm ich meistens nach den Skizzen, die teils Herr Professor Baur, teils ein früherer Praktikant des Instituts beim Ableben der Tiere in einen Vordruck eingetragen hatte (vergl. die Fig. 18 und 19). Bei Fehlen einer Skizze benutzte ich die Beschreibung, die für jedes einzelne Jungtier kurz nach seiner Geburt in das Zuchtbuch aufgenommen wurde: war aber auch diese Beschreibung nicht ausreichend, so habe ich die Einteilung in eine bestimmte Stufe unterlassen und lediglich die Zahl der betreffenden Tiere in die Rubrik „unbestimmt“ eingetragen mit Angabe der Stufen, die wahrscheinlich in Betracht gekommen wären. Insbesondere konnte bei vielen Tieren nicht mehr festgestellt werden, ob sie zu den Stufen VI, VII oder VIII gehörten, denn diese wurden anfangs vielfach unter der Sammelbezeichnung „heterozygotische Holländer“ angeführt.

Kreuzungen zwischen Holländern und Einfarbigen.

Als Stammeltern unserer Holländer-Zucht dienten Häsln Nr. 2 und zwei aus ihrer Paarung mit einem Holländer-Bock erhaltene Böcke Nr. 30 und 31. Nr. 2 war von der Zeichnungsstufe IV, ihre beiden Söhne von der Stufe V. Diese drei Tiere sowie zwei ihrer Nachkommen wurden zu 11 verschiedenen Kreuzungen mit Nicht-Holländern herangezogen, von denen wir hier aber nur acht berücksichtigen können, da die zu den drei weiteren Kreuzungen benutzten anscheinend nicht holländischen Häsinnen Scheck Nr. 8 und Albino Nr. 55 sich bei näherer Prüfung als kryptomer holländisch erwiesen haben. Von den anderen Tieren waren einige sehr eingehend auf ihre Erbformel geprüft. So zeugten mit Nicht-Holländern Nr. 4 17, Nr. 5 68, Nr. 6 37, Nr. 7 13 und Nr. 38 25 F_1 -Nachkommen, die ebenso wie die entsprechend große F_2 ohne irgendwelche weißen Abzeichen waren. Es ist also mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß diese fünf Kaninchen homozygotisch einfärbig waren, dies ist aber auch für die drei übrigen weniger geprüften wahrscheinlich, da die F_1 aus ihrer Kreuzung mit Nicht-Holländern sich ebenso verhielt wie diejenigen, die von nachgewiesenermaßen homozygotischen geworfen wurden, während z. B. die Paarungen mit dem kryptomer holländischen Tier Nr. 55 auffallend abweichende Würfe ergaben.

Die Beschaffenheit der F_1 -Generation zeigt nachfolgende Tabelle. Unter 43 Tieren waren 6 einfärbig, von den anderen hatten die meisten

Tabelle X.

 F_1 aus der Kreuzung Holländer \times einfärbig.

Zucht Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Es fielen von den Nachkommen auf Stufe					
	♀	♂	♀	♂	VI	VII	VIII	IX	unbestimmt	Summe
7	2	4	IV	X			3	1		4
10	2	7	IV	X		1	1	2		4
13	2	14	IV	X	3	1	3			7
28	2	47	IV	X					6 VI—VIII	6
60, 332	2	5	IV	X		1	7	2		10
15	6	31	X	V	1			1	3 VI—VIII	5
16	38	30	X	V	1		4			5
330	401	308	IVa	X					2 VI—VIII	2
Summe					5	3	18	6	11 VI—VIII	43
In Prozenten berechnet					16,5	10,0	59,5	14,0		100

nur einzelne weiße Abzeichen (St. VIII), einzelne besaßen Holländer-Zeichnung an der einen Seite (St. VII), manche wieder am ganzen Körper, wenn auch mit etwas zu schmalem Ring (Stufe VI). Diese außerordentliche wie eine Aufspaltung anmutende Ungleichmäßigkeit der F_1 kann man auf drei verschiedene Arten auslegen, je nachdem man die Anschauungen von Hurst, Hagedoorn oder Baur berücksichtigt. Nach Hurst sind die F_1 -Tiere aus der Kreuzung Holländer \times einfarbig monohybride Heterozygoten, deren Erbanlagen unter sich gleich sind, und die sich lediglich durch ihre starke Modifizierbarkeit unterscheiden. Da kein einziger ähnlicher Fall einer so vollständigen Umkehrbarkeit der Dominanz unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen bekannt ist, schien diese Erklärung von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, mußte aber immerhin erwogen werden, weil sie die eigenen Versuche von Hurst befriedigend erklärt. — Hagedoorns bereits erwähnte Theorie, die übrigens mit der von Castle für die Haubenratten aufgestellten (32) in dieser Beziehung übereinstimmt, behandelt die Ungleichmäßigkeit der F_1 als Folge von in den Ausgangstieren heterozygotisch vorhandenen Modifizierfaktoren, deren Wirkung bei den einfarbigen durch einen epistatischen Faktor **L** verdeckt wird. Dies könnte unseren vorliegenden Versuch verständlich machen, allerdings mit der Einschränkung, daß der Faktor **L** keinesfalls dominant sein kann, da ja F_1 größtenteils intermediär ist. — Baur endlich behauptet, daß die Ausdehnung des Pigmentes in der Holländer Reihe durch mehrere gleichsinnige Faktoren bedingt wird; unsere holländischen Ausgangstiere müssen in mehreren dieser Faktoren heterozygotisch gewesen sein. Welche von den drei Theorien zutrifft, kann die F_2 -Generation entscheiden. Denn in dieser müßten sowohl nach Hurst wie nach Hagedoorn einfarbige Tiere in dem monofaktoriellen Verhältnis 1 : 3 auftreten, während bei der Wirkung gleichsinniger Faktoren die Zahl derselben wesentlich geringer sein müßte.

Aus Tabelle XI sehen wir nun, daß unter 134 F_2 -Tieren nur 13 ganz gefärbt waren, in Prozenten ausgedrückt 9,7%, also weniger als in F_1 (14%). Die Abweichung von dem monohybriden Verhältnis (25%) ist viel zu groß, als daß man sie als rein zufällig bezeichnen könnte, noch größer aber erscheint sie, wenn wir bedenken, daß auch von den zu erwartenden 50% Heterozygoten ein Teil entsprechend dem in F_1 gefundenen Prozentsatz einfarbig sein müßte, so daß sich die theoretisch zu erwartende Zahl auf $25 + \frac{14}{2} = 32\%$ stellt. Auch von den Holländern spaltet eine zu geringe Anzahl aus, obgleich sich das hierbei nicht so klar zeigt, da ja keine scharfe Grenze zwischen Holländern

Tabelle XI.

F₂ aus der Kreuzung Holländer × einfarbig.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Es fielen von den Jungtieren auf Stufe												Sum- me
	○	♂	♀	♂	IIa	IIIa	IV	V	Va	VI	VII	VIII	IX	VI bis VIII			
24, 52	26	25	VIII	IX							6	6	2	1	15		
25, 53	28	25	VIII	IX						2	2	4		1	9		
36, 78, 97	40	39	IX	VIII						4	4	7	3		18		
149	197	195	VIII	IX							1	4	1		6		
157	194	193	VIII	IX							1	3			4		
74, 140, 190	59	63	VIII	VIII							2	7		1	10		
80, 102, 162,																	
A 38	28	27	VIII	VIII						5	3	7	5	1	21		
83, 152	26	27	VIII	VIII							1	10	2		13		
75	62	63	VII	VIII						1	3	1			5		
101	62	61	VII	VIII								2			2		
73, 65, 103,																	
139	41	39	VII	VIII	3	2	1	1		5	3	8			23		
109	60	63	VI	VIII							1	5			6		
181	60	61	VI	VIII					1					1	2		
Summe					3	2	1	1	1	17	27	64	13	5	134		
In Prozenten ausgedrückt					2,2	1,5	0,7	0,7	0,7	13,5	20,9	50,1	9,7		100		

und den vermutlichen Heterozygoten von Hurst besteht. Bezeichnen wir etwa alle Kaninchen der unteren Stufen einschließlich Stufe VI als Holländer, so sind es immer nur 25 Tiere = 19,3%. Bei einfacher Spaltung hätte man hingegen 33% erwarten müssen, nämlich 25% Homozygoten und — wie in F₁ — 16,5% der Heterozygoten, also in beiden Fällen ein ziemlich stark hinter der erwarteten Anzahl zurückbleibendes Ergebnis, was zur Genüge beweist, daß in diesem Falle sowohl Hursts wie Hagedoorns Erklärungen versagen, und daß wir gezwungen sind, das Vorhandensein gleichsinniger Faktoren anzunehmen. Aber auch durch diese können die Verhältnisse in F₁, insbesondere der Umstand, daß relativ weniger einfarbige Tiere in F₂ als in F₁ geworfen wurden, nur dann erklärt werden, wenn wir eine heterozygotische Anlage der holländischen P₁-Tiere annehmen. Wir haben demnach in F₁ keine eigentliche Bastardgeneration, sondern das Produkt einer Rückkreuzung vor uns.

Ich werde in der Folge die hier wirkenden Faktoren der Einfachheit halber als „Holländer-Faktoren“ bezeichnen und als Symbol für sie den Buchstaben **S** mit verschiedenem Index, also $S_1, S_2 \dots$ benutzen. Hierbei weiche ich das erste und einzige Mal von den Bezeichnungen Baur's ab, der für die Holländer-Faktoren die Buchstaben **S, T** und **U** verwendet hat. Dies tat ich deshalb, weil die Zahl dieser Erbeinheiten zumindest vier beträgt, so daß außer **S, T** und **U** noch wenigstens ein weiterer Buchstabe notwendig gewesen wäre. Da der folgende, **V**, jedoch schon eine andere Verwendung hat, und da für einen etwaigen fünften Faktor überhaupt kein Buchstabe mehr frei war, so wählte ich nach dem Beispiel von Plate (41) und Morgan (40) die erwähnte Formulierung schon wegen der Möglichkeit, beliebig viele Faktoren derart bezeichnen zu können. Ein einfarbiges Tier hat demnach die Formel $S_1S_1S_2S_2 \dots S_nS_n$: wie ein homozygotisch $s_1s_1s_2s_2 \dots s_ns_n$ -Kaninchen beschaffen ist, werden wir erst später sehen, wie zu erwarten war, enthält es weniger Pigment als die typischen Holländer, die ja in mehreren dieser Faktoren heterozygotisch sind.

Über Zahl und genaue Wirkungsweise der Holländer-Faktoren sagen die bisherigen Tabellen zwar nichts Bestimmtes aus, lassen aber immerhin noch einige Folgerungen zu. So weist vor allem das Zahlenverhältnis der einfarbigen Tiere in F_1 sowie das Fehlen der typischen Holländer in derselben darauf hin, daß die Zahl der hierbei wirksamen Faktorenpaare zumindest drei ist. Aus der Rückkreuzung eines mehrfachen Heterozygoten mit dem einen P_1 -Homozygoten fallen nämlich theoretisch

bei Heterozygotie von 2 Faktorenpaaren	25 %	Homozygoten
„ „ „ 3 „	12,5 %	„
„ „ „ 4 „	6,25 %	„

und ebensoviel Tiere, die die gleiche Formel wie das heterozygotische P_1 -Tier besitzen. Demgegenüber erhielten wir in F_1 14,0 % ganz gefärbte und überhaupt keine typischen Holländer. Die Zahl der Einfarbigen deutet auf die Wirksamkeit von drei Faktorenpaaren hin, während der Umstand, daß Tiere der Stufe **V** gar nicht vertreten sind, auf zumindest vier Faktoren schließen läßt. Es ist auch das Vorhandensein von noch mehr Erbeinheiten nicht ausgeschlossen, besonders wenn man bedenkt, daß — wie wir noch sehen werden — ein Teil der Einfarbigen zu den Heterozygoten gerechnet werden muß. Erwägungen, die weiter unten erörtert werden sollen, überzeugten mich nun davon, daß unsere gesamten Versuche am besten dann erklärt werden, wenn

man vier Faktorenpaare annimmt, die in der Weise wirken, daß Kaninchen

mit 8 Holländer-Faktoren in die Stufe IX gehören,

7	"	"	"	"	"	IX oder VIII	"
6	"	"	"	"	"	VIII	"
5	"	"	"	"	"	VIII oder VII	"
4	"	"	"	"	"	VI, Va und vielleicht auch VII	"
3	"	"	"	"	"	V oder IV	"
2	"	"	"	"	"	IIIa, II oder IIa	"
1 und 0	"	"	"	"	"	II oder I	"

Die Formel für die typischen Holländer wäre demnach $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$. Die bisher behandelten Versuche lassen sich nach dieser Formulierung folgendermaßen darstellen.

Die beiden Elterntiere waren $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ (einfarbig) und $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ (Holländer). Letzteres bildet acht Arten von Gameten, die sich mit der einen Gametenart des einfarbigen zu folgenden acht Genotypen vereinigen können:

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3s_4s_4$ besitzt S 7 mal, kommt demnach in Stufe VIII—IX.

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ " S 6 " " " " " VIII,

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3s_4s_4$ " S 6 " " " " " VIII,

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ " S 6 " " " " " VIII,

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3s_4s_4$ " S 5 " " " " " VII—VIII,

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ " S 5 " " " " " VII—VIII,

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3s_4s_4$ " S 5 " " " " " VII—VIII,

$S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ " S 4 " " " " " VII.

Es gehören demnach in die Stufe VI VII VIII VIII VIII—IX

von den acht möglichen Kombinationen 1 3 3 1

auf die Versuchszahl von 43 berechnet 5,37 16,11 16,11 5,37

In Tabelle X gefunden bei Anrechnung

der „Unbestimmten“ 7,1 4,3 25,6 6,0

nur St. VII

nur St. IX.

Die Stufen VII und VIII müssen hierbei zusammen betrachtet werden, da die unter der Rubrik VII—VIII angeführten tatsächlich gefundenen Tiere sämtlich die Zeichnung von Stufe VII hatten, und mit den Tieren der Stufe VIII gemeinsam den beiden Rubriken VII—VIII und VIII entsprechen. — Eine kleine Abweichung von unserer Berechnung zeigen die Tiere der Stufe IX, deren Anzahl etwas zu hoch ist. Man muß nämlich bedenken, daß von den 5,37 theoretischen Kombinationen mit sieben Holländer-Faktoren ein Teil in die Stufe VIII kommen müßte.

so daß nur etwa die Hälfte hätte einfarbig sein sollen. Die Abweichungen sind jedoch nicht derart groß, als daß sie nicht rein zufällig entstanden sein könnten.

Für F_2 läßt sich keine allgemeingültige Berechnung aufstellen, da die F_1 -Tiere verschiedene Formeln haben können. Die in F_2 möglichen Kombinationen zeigt Tabelle XII nebst der Beschaffenheit der je zu erwartenden Nachkommenschaft, ferner gibt sie an, wie häufig jede Kombination theoretisch vorkommen müßte. Auf die Wiedergabe der Berechnungen glaube ich verzichten zu können; sie wurden in der Weise vorgenommen, wie es in Tab. XIV für eine andere Gruppe von Kreuzungen gezeigt wird. Der Vergleich der berechneten Zahlensätze (Tab. XII) mit den tatsächlich gefundenen (Tab. XI) zeigt, daß jede einzelne Zucht mehr oder weniger genau mit einer der theoretischen Kombinationen übereinstimmt. Man vergleiche z. B. Zucht 37 mit der Kombination 5×4 , Zucht 36 mit der Kombination 7×5 . Geringfügige Abweichungen können allerdings bei den kleineren Zahlen nicht ausbleiben. Da wir später noch auf die F_2 zurückkommen werden, will ich hier nur noch auf Zucht 37 verweisen, aus der sehr gering pigmentierte Junge fielen. In diesen haben wir die nach Tab. XI zu erwartenden Tiere vor uns, die mit weniger als fünf Holländer-Faktoren ausgestattet sind.

Tabelle XII.
Die möglichen Kombinationen der F_1 -Tiere.

Wieviel S-Faktoren besitzen die kombinierten Tiere?	Wie oft ist vorstehende Kombination zu erwarten?	Erwartete Zahl der Jungen mit									
		8	7	6	5	4	3	2	1	0	
		Holländer-Faktoren entsprechend der Stufe									
		IX	VIII bis IX	VIII	VII bis VIII	VI	IV bis V	IIa bis III	I bis II	I bis II	
6×5	18	1	5	10	10	5	1				
6×6	9	1	4	6	4	1					
5×5	9	1	6	15	20	15	6	1			
7×6	6	1	3	3	1						
7×5	6	1	4	6	4	1					
6×4	6	1	6	15	20	15	6	1			
5×4	6	1	7	21	35	35	21	7	1		
7×4	2	1	5	10	10	5	1				
7×7	1	1	2	1							
4×4	1	1	8	28	56	70	56	28	8	1	

Wenn wir nun auch die Verhältnisse in F_1 und F_2 durch unsere Theorie befriedigend erklären können, so bedarf diese doch noch weiterer Prüfung. Insbesondere muß untersucht werden, ob sich die Holländer, auch untereinander gepaart, wie Heterozygoten verhalten, und ferner, ob die in F_1 vorgekommenen verschiedenen Zeichnungstypen auch verschiedenen Genotypen entsprechen. In jeder Richtung wurden Versuche angestellt; wenn dabei doch einiges unterblieb, so ist das auf die Störung der Arbeiten durch den Krieg zurückzuführen.

Reinzuchtversuche mit Holländern.

Holländer-Häsin Nr. 2 wurde wiederholt mit ihrem Sohn Nr. 30 gepaart und warf im ganzen 17 Junge. Von diesen wurden einige typisch gezeichnete teils untereinander, teils mit ihrem Vater und mit der vorschriftsmäßigen Holländer-Häsin aus fremder Zucht, Nr. 504, gekreuzt. Das Ergebnis all dieser Zuchten ist in Tab. XIII zusammengestellt. Wie bei Heterozygotie der Eltern zu erwarten war, ist die Variationsbreite der Nachkommen sehr groß, erstreckt sich aber wesentlich weiter nach den niederen Stufen wie nach den hohen. Eines der Jungen erreicht fast das beobachtete Minimum von Pigmentierung, während auf der anderen Seite nicht nur ganz gefärbte, sondern auch Tiere der Stufe VIII fehlen und auch die drei Kaninchen der Stufe VII hart an der Grenze der Stufen VI und VII stehen. Bemerkenswert ist, daß die Zuchten Stufe IV × Stufe V deutlich eine geringer gefärbte

Tabelle XIII.

Paarungen typischer Holländer untereinander.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe											Summe
	♀	♂	♀	♂	I	II	III	IIIa	IV	V	Va	VI	VII			
91, 135, 191, 214, 297, 301	2	30	IV	V	1	1	3	4	2	3	2	1		17		
291	310	311	IV	V				1		1				2		
306	414	30	IV	V				1		3				4		
488	529	526	V	IV						1	1		1	3		
313	400	311	V	V						3	1		1	5		
384	400	490	V	V				1		2			1	4		
394	504	490	V	V						2		2		4		
477	504	311	V	V								5		5		
Summe					1	1	3	7	2	15	4	8	3	41		

Nachkommenschaft ergaben als jene der Stufe $V \times$ Stufe V. Dies legt die Vermutung nahe, daß Tiere der Stufe V von den sehr ähnlichen der Stufe IV noch immer durch den Mehrbesitz eines Faktors unterschieden sind, die Versuchszahlen sind aber zu klein, um diesen beweisen zu können.

Trotz der geringen Zahlen gibt aber Tab. XIII einigen Aufschluß über die Erbformel der Holländer und zwar durch den schon erwähnten Umstand, daß Tiere der Stufen VIII und IX nicht vertreten sind. Hätten nämlich die Holländer die Formel $S_1S_1S_2S_2S_3S_3$, so müßten bei

Tabelle XIV.

Die möglichen Gametenkombinationen bei Paarung zweier Tiere mit der Formel $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$.

Gametenarten.							
$s_1s_2s_3s_4$	$s_1s_2s_3s_4$	$s_1s_2s_3s_4$	$s_1s_2s_3s_4$	$s_1s_2s_3s_4$	$s_1s_2s_3s_4$	$s_1s_2s_3s_4$	$s_1s_2s_3s_4$
Kombinationen derselben.							
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 6	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 5	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 5	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 5	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 5	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 5	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 5	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 5	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 1
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 1
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 1
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 4	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 1
$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 3	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 2	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 1	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 1	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 1	$s_1s_2s_3s_4$ $s_1s_2s_3s_4$ 0

Die kursiven Zahlen unter den Formeln beziehen sich auf die Summe der vorhandenen Holländerfaktoren.

ihrer Paarung untereinander von 64 Jungen — wie sich leicht berechnen läßt — sieben Stück sechs oder fünf Holländer-Faktoren besitzen. Nach Tab. XIV ist aber weder ein ganz gefärbtes Tier ($S_1S_1S_2S_2S_3S_3$) noch ein Kaninchen aus der höchstens fünf Faktoren besitzenden Stufe VIII beobachtet worden. Dieser Widerspruch wird auch dann nicht beseitigt, wenn man mit vier Faktorenpaaren arbeitet, wie es ja in dieser Arbeit sonst konsequent geschieht. Dann muß man nämlich außer den Tieren mit acht und sieben Faktoren zumindest noch die doppelt heterozygotischen Kaninchen ($S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$) in die Stufe VIII zählen, so daß in diesem Fall die Stufen VIII und IX ^{73/256} der Nachkommenschaft hätten ausmachen müssen. Diese Zahl stellt sich sogar noch bedeutend höher, wenn man den Teil der Tiere mit fünf Holländer-Faktoren hinzufügt, der — wie wir sehen werden — ebenfalls in Stufe VIII gehört. Demnach kann ich als Erbformel für die echten Holländer nur die Formel $s_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$ annehmen, so daß diese also nicht alle Holländerfaktoren absolut heterozygotisch enthalten, sondern sich von einfarbigen Tieren auch durch ein homozygotisches ss -Paar unterscheiden. Ein solches Tier bildet acht Arten von Sexualzellen, die bei der Paarung mit einem Tier der gleichen Formel, die in Tab. XIV dargestellten Kombinationen eingehen können. Die Zusammenrechnung derselben ergibt:

1 Kombination mit 6 Holländer-Faktoren entsprechend Stufe VIII,

6 Kombinationen mit 5 Holländer-Faktoren entsprechend Stufe VII od. VIII,

15 „ „ 4 „ „ „ „ VI „ Va,

20 „ „ 3 „ „ „ „ V „ IV,

15 „ „ 2 „ „ „ „ IIIa, II od. IIa,

6 „ „ 1 „ „ „ „ II od. I,

1 „ „ 0 „ „ „ „ II „ I.

Der Vergleich dieser theoretischen Zahlen mit dem Befund aus Tabelle XIII zeigt wiederum eine befriedigende Übereinstimmung:

	Stufe					
	I bis II	IIa bis IIIa	IV bis V	Va bis VI	VII bis VIII	VIII
Erwartete relative Zahl . .	7	15	20	15	6	1
Berechnet auf die Versuchsziffer 44	4,82	10,31	13,75	10,31	4,12	0,69
Gefunden	2	10	17	12	3	0

Die besprochene Versuchsgruppe scheint mir auch einen Beweis dafür zu liefern, daß die Faktoren S_1, S_2, S_3, S_4 gleichsinnig wirken, also daß in unserer Formulierung z. B. nicht nur $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ -Tiere typische Holländer sind, sondern auch jene mit der Formel $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ usw. mit einem Wort alle, die die gleiche Anzahl Holländerfaktoren besitzen ohne Rücksicht auf die Anordnung derselben. Wären nämlich nur die erstgenannten Tiere Holländer, dann wären nach Tabelle XIV nur 8 solcher Kaninchen unter 64 zu erwarten, auf die Summe unseres Versuches bezogen nur 5,5 gegen den tatsächlichen Befund von 17. Auch bei Benutzung einer anderen Anzahl von Faktoren konnte ich keine bessere Übereinstimmung erzielen; die einzige Erklärung, die ich finden konnte, war das Wirken gleichsinniger Faktoren.

Die nächste Aufgabe wäre nun die Auslese erblich verschiedener Typen unter den Holländer-Nachkommen, insbesondere das Herauszüchten der beiden extremen Homozygoten gewesen. In dieser Beziehung steht mir leider nur in der einen Richtung Material zur Verfügung; denn die Tiere der höheren Stufen VI—VII wurden nicht weiter zur Zucht benutzt. Demgegenüber ist das Verhalten der wenig pigmentierten Kaninchen der Stufen I—III eingehend geprüft worden. Hierzu wurde neben Tieren aus der reinen Holländerzucht auch die Nachkommenschaft von Häsin Nr. 309, Stufe IIa verwendet, die aus einer Einfarbig \times Holländerkreuzung abstammte, sich aber durchaus wie die reinen Holländernachkommen verhielt. Die Eltern der Nr. 309 waren zwei F_2 -Tiere der Stufe VI.

Bereits bei der Kreuzung typischer Holländer mit weniger pigmentierten Tieren zeigt sich eine Tendenz zur Hervorbringung von Jungen

Tabelle XV.

Paarung typischer Holländer mit weniger gefärbten Tieren.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe								
	♀	♂	♀	♂	II	IIa	III	IIIa	IV	V	VI	VII	Summe
397	446	490	III	V			1			1			2
321	309	30	IIa	V	4	1			2	1			8
314	416	30	IIa	V	1	1	1			2			5
406	468	311	II	V				1		2	2		5
Summe					5	2	2	1	2	6	2		20

Tabelle XVI.

Paarungen zwischen Tieren der Stufen II—IIIa mit solchen der Stufe III.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe									
	♀	♂	♀	♂	I	II	III	IIIa	IV	V	Va	VI	VII	Summe
303	401	312	IIIa	III				2						2
311	402	403	III	IIIa		2	1		1					4
350	416	312	IIa	III			1		2	1			1	5
305	415	312	II	III			2	1	1	2				6
385	446	413	III	II	2	1			1		1			5
Summe					2	3	4	3	5	3	1		1	22

mit überwiegend weißer Färbung, in verstärktem Maße aber bei Kreuzung von Kaninchen der Stufe III mit denen der Stufen II—IIIa. Ein Vergleich der Tabellen XV und XVI mit Tabelle XIV zeigt das deutlich. Die wenig gefärbten Eltern vererben also an ihre Nachkommenschaft die Neigung zur Verminderung der Pigmentierung. Sie werfen aber immerhin noch Junge mit der normalen, ja selbst mit überschüssiger Menge von Pigment. Die Grenzen der Variation sind also lediglich verschoben, ohne daß dieselben merklich eingeschränkt wären. Dementsprechend muß also der Faktorenbesitz von Tieren der Stufe III kleiner sein als jener der typischen Holländer, erreicht jedoch den homozygotischen $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ Zustand sicherlich noch nicht.

Ein wesentlich anderes Bild zeigen die Paarungen sehr wenig pigmentierter Kaninchen der Stufen I und II untereinander (vergl. Tab. XVII). Sie ergaben 76 Jungtiere, die sämtlich den Eltern sehr ähnlich waren, und zwar gehörten davon 36 der Stufe I, 37 der Stufe II und nur 3 der Stufe IIa an. Während also sonst bei allen mit ihresgleichen gepaarten Holländern die Variationsbreite der Nachkommenschaft bedeutend über die der Eltern hinausging, ist hier eine Gruppe fast konstant erblich gezeichneter Tiere gefunden, die insbesondere keinen einzigen Rückschlag auf die stark gefärbten Ahnen zeigt. Die Tiere der Stufen I, II und IIa haben auch äußerlich die gemeinsame Eigenschaft, daß bei ihnen das Pigment immer nur in der Form einer, bei den einzelnen Typen verschieden ausgedehnter Scheckung auftritt, während die Nachbarstufe III bereits durch eine große verschmolzene Farbzone am Hinterrumpfe charakterisiert ist. Auch scheint bei allen Tieren dieser Gruppe ein Auge blau zu sein. Die Kaninchenzüchter

Tabelle XVII.

Paarungen von Tieren der Stufen I und II untereinander.

Zuchten Nr.	Stamm-Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe			
	♀	♂	♀	♂	I	II	IIa	Summe
361	463	413	II	II	1			1
383	465	413	II	II	2	2		6
387	468	448	II	II	3	3		6
396	415	448	II	II	1	5		6
385, 386, 432, 479	415	462	II	I	5	9	2	16
405, 455, 478	465	462	II	I	7	6	1	14
422, 484	468	462	II	I	4	8		12
444	528	537	II	I	1	2		3
470	546	537	II	I	4			4
482	536	521	I	II	4			4
458	336	537	I	I	4			4
			Summe		36	37	3	76

bezeichnen solche Kaninchen als „Husumer“ oder „Blauäugige Schecken“ und behaupten in Übereinstimmung mit unseren Versuchen, daß jene sich konstant vererben. (Mählig 20, S. 134.) Auch Hurst (16) bemerkt, daß wenig pigmentierte Holländer, unter sich gepaart, rein weiter züchten.

Allerdings ist es nicht unmöglich, daß es bei Vergrößerung der Versuchsziffern doch noch gelingen würde, von Tieren der Stufen I—II stärker gefärbte Nachkommen zu erzielen. Dies würde aber nichts an der Tatsache ändern, daß von den Holländern regelmäßig eine genetisch streng abweichende Gruppe abspaltet, was den heterozygotischen Zustand dieser Tiere einwandfrei beweist. Weniger bestimmt läßt sich aus dem vorliegenden Material die Frage entscheiden, ob wir in den Husumern bereits die homozygotisch $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ -Tiere, also das den Einfarbigen entgegengesetzte Ende der Holländer Reihe vor uns haben, oder ob bei ihnen noch der eine oder andere Holländer-Faktor heterozygotisch ist. Ich glaube annehmen zu dürfen, daß die Husumer genetisch keine ganz einheitliche Gruppe darstellen. Wie eine Betrachtung der Tab. XVII lehrt, erzeugen nämlich einzelne Tiere eine etwas über den Durchschnitt gefärbte Nachkommenschaft, so z. B. der Bock Nr. 462, von dem alle drei der am meisten gefärbten Tiere dieser Versuchsgruppe (Stufe IIa) abstammten. Auch scheinen Kaninchen,

deren Eltern bereits Husumer waren, eine Nachkommenschaft mit weniger Pigment zu erzeugen als solche, die erst selbst von einer Holländerzucht ausgespaltet sind. Die Zuchten 444, 470, 482 und 458, deren Stammtiere bereits Husumer Abstammung hatten, gaben 13 Tiere der Stufe I und nur 2 der Stufe II, also eine außerordentlich helle Nachkommenschaft. Es scheint demnach, daß die Stufen I und II sowohl homozygotisch $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ wie auch in einem Faktor heterozygotisch $S_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ sein können. Äußerlich lassen sich beide Genotypen nicht voneinander unterscheiden, denn es ist nicht gesagt, daß ein Homozygote weniger gefärbt ist als ein Heterozygote. Der erwähnte Bock Nr. 462 hatte z. B. bedeutend weniger Pigment als Häsin Nr. 546, von der nur sehr helle Tiere geworfen wurden. Einen weiteren Beweis für die Heterozygotie einzelner Tiere der Stufe II liefern die Tabellen XV und XVI. Wir finden in Zucht 406 bzw. 305 und 385, daß bei der Paarung von Tieren der Stufe II mit denen der Stufe V bzw. mit denen der Stufe III einzelne Tiere erzeugt wurden, die mehr Pigment als beide Eltern aufwiesen. So erschienen in der Kreuzung St. II \times St. III Tiere der Stufen IV—Va, von denen wir bereits sahen, daß sie sich von Stufe III mindestens durch den Mehrbesitz eines Faktors unterscheiden. Dieser eine überschüssige Faktor konnte aber nur durch das Tier der Stufe II in die betreffenden Zuchten gebracht worden sein, hiernit kann dieses nicht homozygotisch $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$ gewesen sein.

Bei der Zucht von blauäugigen Scheeken sind den gemachten Ausführungen nach drei Kombinationen möglich: werden homozygotische Tiere untereinander oder auch mit Heterozygoten gepaart, dann müssen alle Junge den Eltern gleichen, während bei der Paarung zweier Heterozygoten auch Tiere mit zwei Holländer-Faktoren und dementsprechend mit ausgedehnterer Färbung entstehen könnten. Die IIa-Tiere in Tab. XVII entsprechen vielleicht den Kaninchen mit zwei Holländer-Faktoren; auf einen Unterschied in den Erbformeln zwischen den Stufen II und IIa deutet der Umstand, daß in den Zuchten von ausschließlich stark pigmentierten Eltern (Stufe VII \times VII, VII \times VIII) im ganzen vier IIa-Tiere, aber kein einziges der Stufe II erschienen sind. Diese Einzelheiten könnten natürlich erst bei längerer Untersuchung vollkommen geklärt werden.

Dasselbe gilt von der Frage, ob die Husumer die am wenigsten pigmentierten Glieder der Holländerserie sind oder ob noch hellere Tiere, etwa die „Weißen Wiener“ zu dieser Gruppe gehören. Die letzte Annahme lag deshalb nahe, weil bei den Mäusen die extremsten

Schecken nachgewiesenermaßen schwarzäugige und sonst ganz weiße Tiere sind, doch ist diese Analogie nur scheinbar, da schwarzäugig weiße Mäuse, untereinander gepaart, oft gescheckte Junge werfen, sich also wie Modifikationen der Schecken verhalten, während die Weißen Wiener sich vollkommen treu vererben. Wenn wir nun Tabelle XVII auf diese Frage hin untersuchen, sehen wir, daß unter den 76 Tieren aus der Husumer Zucht kein einziges rein weiß war. Eins schien nach der Geburt allerdings weiß zu sein, ist aber so jung gestorben, daß kleinere Abzeichen bei ihm leicht übersehen werden konnten, weshalb ich es vorsichtshalber in Stufe I eingereiht habe. Wenn aber die Husumer in einem Faktor heterozygotisch sind, so müssen sie 25% und bei Heterozygotie zweier Faktorenpaare immer noch 12,5% Homozygoten abwerfen. Wenn also die letzten rein weiß gefärbt wären, so müßten wir zumindest eine dreifache Heterozygotie der Husumer annehmen, um erklären zu können, daß unter den 76 Jungen kein einziges, oder selbst bei Anrechnung des unsicheren Tieres nur ein einziges weiß war. Die geringe Variabilität der Husumer widerspricht aber einer so starken Heterozygotie; auch davon abgesehen ist kaum anzunehmen, daß bereits eine derart schwache Pigmentierung durch soviel Erbeinheiten bedingt ist, da dann die höheren Stufen eine außerordentlich große Zahl derselben Faktoren (etwa 20) besitzen müßten, was ganz unwahrscheinlich ist. Unsere Beobachtungen stimmen mit denen des Husumer Züchters H. Ziemer überein, der gleichfalls ohne Erfolg versucht hat, die letzte kleine Pigmentmenge von seinen Tieren wegzuzüchten (vergl. Mahlig, S. 137). Es scheint demnach, daß selbst die am wenigsten pigmentierten unserer Holländer sich noch immer durch einen homozygotisch vorhandenen Faktor von den Weißen Wienern unterscheiden. Immerhin ist es aber nicht ausgeschlossen, daß es noch andere von den unseren diesbezüglich abweichende Holländer gibt, die in einem weiteren gleichsinnigen Faktor heterozygotisch sind und infolgedessen blauäugig weiße Kaninchen ergeben können, auch wäre es leicht möglich, daß irgend ein Husumer nur derart kleine Flecke besäße, daß er sich von einem echten „Weißen Wiener“ zwar nicht äußerlich, wohl aber durch seine Nachkommenschaft unterscheiden ließe.

Die „Weißen Wiener“ gehören nämlich keinesfalls in die Holländerreihe. Zwar ergab bei uns ein weißer Wiener Bock Nr. 46, mit einfarbigen Häsinnen gepaart, Nachkommen mit Holländer-Zeichnung, was zunächst den Gedanken nahelegte, daß Nr. 46 ein Holländer mit äußerst wenig Pigment war. Die nähere Prüfung zeigte indessen, daß das nicht

zutrifft: denn die aus Kreuzungen von Nr. 46 erhaltene Holländer-Nachkommenschaft gehört ausschließlich den Stufen VI—IX an, die sämtlich auch in Kreuzungen von typischen Holländern mit Einfarbigem zu erscheinen pflegen (vergl. Tab. XVIII, Zucht 32 und 79). Hätte aber Nr. 46 die Formel $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$, so müßte man aus ihrer Paarung mit $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ -Tieren eine gleichmäßigere und auch bedeutend weniger pigmentierte Nachkommenschaft erwarten, als aus der entsprechenden Kreuzung der stark heterozygotischen Holländer. Da dann alle F_1 -Tiere die Formel $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$ besitzen müßten, wäre insbesondere das Auftreten ganz gefärbter Jungen vollkommen unerklärlich. Die Zuchten 19 und 47 (Tab. XVIII) ergaben zwar eine etwas hellere Nachkommenschaft als die zuerst erwähnten, es zeigte sich aber, daß die dazu verwendeten Albinos nicht homozygotisch einfärbig waren, sondern kryptomere Holländer, nach ihrer Nachkommenschaft zu urteilen etwa von der Stufe VIII. So sind also diese beiden Zuchten als Kreuzungen zwischen Tieren der Stufe 0 und Stufe VIII anzusehen. Ihr Vergleich mit den Kreuzungen der St. II · St. VIII in Tab. XXVII zeigt, daß die Nachkommenschaft aus der letzten Zucht weniger pigmentiert ist, was unmöglich wäre, wenn Nr. 46 weniger Holländer-Faktoren als Stufe II besäße.

Tabelle XVIII.

F₁ aus Kreuzungen des Weißen Wiener Bocks Nr. 46.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe						
	♀	♂	♀	♂	Va	VI	VII	VIII	IX	Unsicher	Summe
32, 67, 183	12	46	X	0		2	1	6	2	1 VI—VIII	12
79	6	46	X	0				2		1 VI—VIII	3
19	55	46	?	0	1					5 VI—VIII	6
47	1	46	?	0	1			4	1	8 VI—VIII	14
Summe					2	2	1	12	3	15 VI—VIII	53

Die F₂, in Tab. XIX zusammengestellt, bestand aus 39 Jungtieren, über die größtenteils keine ausführliche Beschreibung vorhanden ist. Trotzdem sieht man, daß nach dem einfachen Spaltungsgesetz genau 25% Weiße Wiener ausfielen und daß von den pigmentierten Tieren kein einziges einer tieferen Stufe als IIIa angehört hat. Wäre aber die Weiße Wiener-Zeichnung durch Holländer-Faktoren bedingt, hätten Tiere der unteren Stufen I und II unbedingt erscheinen müssen, und

zwar in größerer Zahl als die Weißen Wiener, wie leicht zu berechnen ist. Faktor **X**, der die Weiße Wiener Färbung bedingt (vergl. S. 194) ist dennoch mit den Holländer-Faktoren nicht gleichsinnig, ein **xx**-Tier ist ein Weißer Wiener ohne Rücksicht darauf, wieviel Holländer-Faktoren es kryptomer besitzt. Wie unsere Häs in Nr. 46 kryptomer ein typischer Holländer war, so können auch alle möglichen anderen Kombinationen vorkommen. Eine Koppelung zwischen **X** und **S₁S₂S₃S₄** scheint nicht stattzufinden, denn diese hätte sich bei der Bildung der **F₂** durch eine größere Anzahl einfarbiger Tiere zu erkennen geben müssen: die **F₁**-Tiere, deren Formel etwa **XxS₁S₁S₂S₂** . . war, hätten ja bei Koppelung größtenteils nur **XS₁S₂** und **xs₁s₂** Gameten hervorgebracht.

Tabelle XIX.

F₂ aus Kreuzungen des Weißen Wiener Bocks Nr. 46.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe									
	♀	♂	♀	♂	0	Va	VI	VII	VIII	IX	Unsicher	Summe		
96	95	98	VI	VIII	3				1	3a	3 VI—VIII	7		
161	95	155	VI	VIII	1				2		2 IIIa—Va	5		
168	151	152	VIII	VIII	3		1	1	1	1		7		
133	128	126	VIII	VIII					2	1		3		
307, 311, 158, 216, 298	125	127	Va	VIII	4	1			2	{	4 V—IX 6 VI—VIII	17		
Summe					11	1	1	1	8	2	15	39		

Ergebnisse aus Zuchten mit Tieren der Stufen VI—IX.

Es bleibt uns noch übrig zu untersuchen, welchen Genotypen die verschieden gezeichneten **F₁**-Tiere aus der Kreuzung Holländer × Einfarbig entsprechen. Zu diesem Zwecke ist nun die **F₂** vollständig unzureichend; denn die **F₁**-Tiere wurden seinerzeit nicht nach diesem Gesichtspunkte gepaart, so daß manche Kombinationen, die uns hier besonders interessieren würden, nicht verwirklicht worden sind. Es wurden z. B. keine einfarbigen bzw. holländerähnlichen **F₁**-Tiere mit ihresgleichen gepaart, sondern es wurde zufällig zu jeder Zucht ein intermediäres Tier der Stufe VIII herangezogen. So kann aus unserer Tabelle XI in dieser Beziehung nur festgestellt werden, daß die Kreuzungen St. VIII × IX keine Abweichung von rein weitergezüchteten Tieren der Stufe VIII zeigen, während nach den wenigen Paarungen

von Kaninchen der Stufe VIII mit geringer pigmentierten Tieren (Stufe VII—VI) auch in der Nachkommenschaft die Farbe wesentlich vermindert ist. Stufen VI und VII scheinen also unseren Erwartungen gemäß weniger Holländer-Faktoren als die höheren Stufen zu enthalten. Über den Faktorenbesitz der einzelnen Typen und über ihre Beziehungen zueinander wissen wir aber noch nichts Bestimmtes. Da die F_2 für Untersuchung dieser Frage viel zu geringen Umfang hat, vereinigte ich zur Vergrößerung des Materials in den Tabellen XX—XXVII alle Kreuzungen gleich gezeichneter Tiere ohne Rücksicht auf ihre Abstammung. Nur die Kreuzungen innerhalb der Stufen I—V sind nicht wiederholt, die bereits in den vorhergehenden Tabellen vollzählig zusammengestellt sind, ferner einige Zuchten, bei denen die Zeichnungsstufe der Eltern nicht festgestellt werden konnte oder die vereinzelte Kombinationen zwischen zwei Stufen darstellen und durch zu kleine Zahlen keinerlei Schlüsse gestatten.

Obwohl sie die einzige Paarung ihrer Art war, ist für uns die Zucht Nr. 196 wichtig. Sie wurde von zwei einfarbigen F_2 -Tieren gezeugt (Nr. 211 \times 215) und gab neben zwei einfarbigen auch drei Junge mit geringem weißen Abzeichen (Stufe VIII). Das beweist, daß einfarbige Tiere nicht notwendigerweise homozygotisch $S_1S_1S_2S_2$ sein müssen, sondern zumindest ein Faktorenpaar heterozygotisch besitzen können. Damit stimmt auch jene Erfahrung der Züchter überein, daß einfarbige Eltern öfters Junge mit einzelnen weißen Flecken erzeugen. Die mögliche Heterozygotie der Einfarbigen erklärt auch den Unterschied zwischen den folgenden zwei Tabellen. In Tabelle XX sind die Kreuzungen dreier Holländer Abkömmlinge und der Albinohäsin

Tabelle XX. Kreuzungen homozygotisch einfarbiger Tiere mit Holländern der Stufe VIII.

Zuchten Nr.	Stamm-Nr. der		Stufe der		Es fielen auf Stufe		
	♀	♂	♀	♂	VIII	IX	Summe
323	113	127	X	VIII	1	3	4
329	114	127	X	VIII	6		6
476	543	483	X	VIII	1	3	4
73	55	5	VIII?	X	3	2	5
159, 213, 294	192	199	X	VIII	5	7	12
Summe					16	15	31
In Prozenten berechnet					51,6	48,4	109

Tabelle XXI. Kreuzungen heterozygotisch einfarbiger Tiere mit Holländern der Stufe VIII.

Zuchten Nr.	Stamm-Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe					
	♀	♂	♀	♂	VI	VII	VIII	IX	Unsicher	Summe
24, 52	26	25	VIII	IX		6	6	2	1 VI—VIII	15
25, 53	28	25	VIII	IX	2	2	4		1 VI—VIII	9
36, 78, 97	40	39	IX	VIII	4	4	7	3		18
125	132	129	IX	VIII			1			1
149	157	195	VIII	IX		1	4	1		6
157	194	193	VIII	IX		1	3			4
172	180	182	VIII	IX	1		3			4
	Summe				7	14	28	6	2 VI—VIII	57
	In Prozenten berechnet				12,2	24,6	49,2	10,5	3,5	100

Durchschnittliche Zeichnungsstufe = 7,6.

Nr. 55 (sämtlich der Stufe VIII angehörend) mit reingezüchtet einfarbigen Tieren zusammengestellt, ferner die Paarung zweier Nachkommen von Nr. 55, deren eines zur Stufe VIII gehörte, während das andere sich als homozygotisch einfarbig erwiesen hat. (Daß Nr. 55 kryptomer holländisch Stufe VIII war, zeigten ihre sonstigen Kreuzungen.) Tab. XXI enthält nur Kreuzungen zwischen Holländer Abkömmlingen der Stufe VIII und IX (größtenteils F₁-Tiere, die sich von der ersten Gruppe (Stufe VIII × X) durch eine bedeutend kleinere Zahl von Einfarbigen (10,5% gegenüber 18,4%) und durch eine größere Variationsbreite der Nachkommenschaft unterscheiden. Demnach können wir wohl mit Recht die Tiere der Stufe IX aus Tab. XXI als Heterozygoten von den mit Sicherheit als Homozygoten zu bezeichnenden Tieren der Tab. XX absondern. Bemerkenswert ist nun, daß auch nicht eine einzige Zucht der Tab. XXI sich ähnlich verhielt wie die Zuchten der Tab. XX, denn in jedem Wurf der ersten Tabelle erschienen (abgesehen von Zucht 125 mit nur einem Jungen) Kaninchen der Stufe VI oder VII, die unter den 31 Nachkommen der Kreuzungen Stufe VIII × X gar nicht vertreten waren. Demnach war kein einziges der nach Tab. XXI geprüften sechs einfarbigen F₁-Tiere homozygotisch, was unsere frühere Annahme bestätigt, derzufolge die typischen Holländer die Erbformel $s_1s_1S_2S_2S_3s_3S_4s_4$ besitzen und demnach keine homozygotisch einfarbigen Jungen werfen können.

Die Erkenntnis, daß die einfarbigen Tiere der Tab. XXI einfache Heterozygoten sind, also bei Benutzung von vier Faktorenpaaren sieben

Holländer-Faktoren besitzen, erlaubt uns nun auch, Schlüsse über die Formel der mit ihnen gekreuzten Tiere aus Stufe VIII zu ziehen. Diese Kaninchen müssen zumindest in zwei Faktorenpaaren heterozygotisch sein, da bei nur einfacher Heterozygotie 25% der Nachkommen einfarbig sein müßten gegenüber den gefundenen 10,5%. Die beste Übereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Zahlen erzielen wir, wenn wir annehmen, daß die Tiere der Stufe VIII teilweise nicht sechs, sondern nur fünf Holländer-Faktoren besitzen. In diesem Falle erklärt sich der Befund aus Tab. XXI folgendermaßen:

	Stufe				
	IX	VII—VIII	VIII	VIII—IX	IX
Die erwartete relative Zahl	1	4	6	4	1
Auf die Versuchssumme 55 berechnet	3,44	13,75	20,68	13,75	3,44
Gefunden	7	14	28	—	6
		(nur St. VII)			

Vergleichen wir nun weiter die beiden folgenden Tabellen XXII und XXIII miteinander, so sehen wir, daß die in Tabelle XXIII dargestellte Nachkommenschaft unter sich gepaarter Kaninchen der Stufen VI und VII bedeutend weniger pigmentiert ist als jene von Tieren der Stufe VIII in Tab. XXII. Um einzelne Kreuzungsgruppen besser miteinander vergleichen zu können, berechnete ich ihre „durchschnittliche Zeichnungsstufe“ in der Weise, daß ich die Nummer jeder Stufe mit der Zahl der auf sie entfallenden Jungen multiplizierte und aus der Summe dieser Produkte durch Division mit der Gesamtindividuenzahl den Mittelwert entnahm. Dieser betrug bei Stufe VIII \times VIII 7,8 und bei Stufe VII \times VII 6,7. Damit ist unsere Annahme, daß Stufe VII durchschnittlich weniger Holländer-Faktoren als Stufe VIII enthält, bestätigt. Die Zahlen der Tab. XXIII stimmen ziemlich genau mit der theoretischen Berechnung für die Paarung von den fünf Faktoren enthaltenden Tieren mit ihresgleichen überein.

	Stufe					
	IIa bis III	IV bis V	VI	VII bis VIII	VIII, VIII bis IX	IX
Erwartete relative Zahl	1	6	15	20	21	1
Auf die Versuchssumme 27 berechnet	0,42	2,53	6,33	8,44	8,86	0,42
Gefunden	2	—	6	11	8	—
				(nur St. VII)	(nur St. VIII)	

Tabelle XXII.

Paarungen von Holländern der Stufe VIII unter sich.

Zuchten Nr.	Stamm-Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe						Summe
	♀	♂	♀	♂	VI	VII	VIII	IX	Unsicher		
74, 140, 190	59	63	VIII	VIII	5	2	7		1 IV—VIII	10	
80, 102, 162, A38	28	27	VIII	VIII		3	7	5	1 VI—VIII	21	
83, 152	26	27	VIII	VIII		1	10	2		13	
104, 198	134	135	VIII	VIII		1	4			5	
123, A 32	131	129	VIII	VIII		2	4			6	
133	128	126	VIII	VIII			2	1		3	
150	116	81	VIII	VIII			1	1		2	
168	151	152	VIII	VIII	1	1	1	1		4	
Summe					6	10	36	10	1 IV—VIII 1 VI—VIII	64	
In Prozenten berechnet					9,3	15,6	56,4	15,6	3,1	100	
Durchschnittliche Zeichnungsstufe = 7,8.											

Durchschnittliche Zeichnungsstufe = 7,8.

Tabelle XXIII.

Paarungen von Holländern der Stufen VI und VII unter sich.

Zuchten Nr.	Stamm-Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe								Summe
	♀	♂	♀	♂	IIa	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
114	199	200	VII	VII					1	3	1		5
130	205	200	VII	VII						2	2		4
171	150	166	VII	VII					1	1	1		3
A 35	160	162	VII	VII						3	2		5
A 40	159	162	VII	VII	1				1	1	1		4
115	139	138	VII	VI					1	1			2
174	139	207	VII	VI					1				1
169	157	207	VI	VI	1				1		1		3
Summe					2				6	11	8		27
In Prozenten berechnet					7,4				22,2	40,8	29,6		100

Durchschnittliche Zeichnungsstufe = 6,7.

Die kleine Verschiebung nach den unteren Stufen hin kann durch die drei Paarungen mit Tieren der Stufe VI verursacht sein, die zur Vergrößerung des Versuchsmaterials mit hinzugenommen worden sind, obwohl sie wahrscheinlich einen Faktor weniger als Stufe VII enthalten.

Tabelle XXIV.

Kreuzungen zwischen Tieren der Stufen VII und VIII.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe								Summe
	♀	♂	♀	♂	IIa	IIIa	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
37, 65,													
103, 139	41	39	VII	VIII	3	2	1	1	5	3	8		23
75	62	63	VII	VIII	1				1	3	1		5
111	62	61	VII	VIII							2		2
121	115	81	VII	VIII							2	1	3
127	201	203	VII	VIII						2	3		5
128	202	203	VII	VIII							4	1	5
143	79	81	VII	VIII							1	5	6
144	85	81	VII	VIII							1	3	4
170	159	208	VII	VIII						2	3		5
118	130	129	VII	VIII							2	1	3
435	530	483	VII	VIII					1	2	1		4
A 24	205	203	VII	VIII						1	3	1	5
A 29	213	214	VII	VIII						1	3		4
Summe					3	2	1	1	7	14	34	12	74
In Prozenten umgerechnet					4,0	2,7	1,3	1,3	9,5	18,9	46,1	16,2	

Durchschnittliche Zeichnungsstufe = 7,2, ohne Zucht 37 = 7,7.

Tabelle XXV.

Kreuzungen zwischen Tieren der Stufen VI und VIII.

Zuchten Nr	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe						
	♀	♂	♀	♂	Va	VI	VII	VIII	IX	Unsicher	Summe
96	95	98	VI	VIII				1		3 VI—VIII	4
106	82	81	VI	VIII			1	2	1		4
109	60	63	VI	VIII			1	5			6
122	78	81	VI	VIII		1		3	2		6
137	77	81	VI	VIII				2			2
161	95	155	VI	VIII	2			2			4
181	60	61	VI	VIII	1				1	1 VI—VIII	
Summe					3	1	2	15	3	4 VI—VIII	28
In Prozenten berechnet					10,7	3,5	7,1	53,7	10,7	14,3	100

Durchschnittliche Zeichnungsstufe = 7,6.

Dies läßt sich allerdings nicht so gut nachweisen wie der Unterschied zwischen der Stufen VII und VIII, da die Tiere der Stufe VI nur wenig zur Weiterzucht verwendet wurden. Einen indirekten Beweis liefert immerhin der Umstand, daß in der Nachzucht der höheren Stufen VII bis IX (vergl. die betreffenden Tabellen) Stufe VII immer bedeutend stärker vertreten ist als Stufe VI (25 Tiere der Stufe VI gegenüber 51 der Stufe VII), während bei den Kreuzungen niederer Stufen (I—V) das Verhältnis umgekehrt ist: 13 der Stufe VI gegenüber 4 der Stufe VII. Das wäre nicht erklärlich, wenn Stufe VI und VII nur Modifikationen desselben Genotyps wären, wohl aber wenn Stufe VI den niedrigen Stufen um einen Faktor näher liegt als Stufe VII.

Wenn wir weiter die Tabellen XXI und XXII den folgenden gegenüber stellen, stoßen wir auf eine zuerst befremdende Tatsache. Obwohl wir gesehen haben, daß Tiere der Stufen IX, VIII, VII, VI, mit ihresgleichen gepaart, in der durchschnittlichen Zeichnungsstufe voneinander abweichende Nachkommenschaften ergaben, verhalten sich die Kreuzungsklassen VIII \times IX, VIII \times VIII, VIII \times VII und VIII \times VI fast ganz gleich untereinander. Die durchschnittliche Zeichnungsstufe ist bei VIII \times IX 7,6, bei VIII \times VIII 7,8, bei VIII \times VII 7,2 und bei VIII \times VI 7,6. Die kleinere Zahl bei VIII \times VII wird durch die eine Zucht Nr. 37 mit ihren sehr hellen Jungtieren verursacht. Rechnen wir diese ab, so ergeben die verbleibenden 12 Zuchten einen Durchschnitt von 7,7, was dem der anderen Gruppen entspricht. Dieses gleiche Ergebnis so verschiedener Kreuzungen, wie VI \times VIII und IX \times VIII schließt die Möglichkeit aus, eine Gruppe von Tieren mit der gleichen Erbformel auch äußerlich scharf abzugrenzen. Die Zeichnung gibt die Erbformel nicht ganz genau an, da die Modifizierbarkeit zwischen nur wenig abweichenden Genotypen transgredierend ist. So besitzen zwar die meisten Tiere der Stufe VIII sechs Holländer-Faktoren, es gibt aber auch einzelne, die sich erblich wie Tiere der Nachbarstufe VI bzw. IX verhalten und demnach fünf bzw. sieben Faktoren besitzen müssen, immer bei Benutzung von vier Faktorenpaaren. Das kann selbst bei unserem beschränkten Material an einzelnen Tieren gezeigt werden. Ein Tier mit fünf Faktoren ist z. B. allem Anschein nach Bock Nr. 39, der in Zucht Nr. 37 (Tab. XXIV) einige so wenig pigmentierte Junge zeugte, wie es nur bei der Paarung zweier Tiere mit fünf Faktoren zu erwarten war. (Vergl. die berechneten Zahlenverhältnisse in Tab. XII.) Daß das nicht reiner Zufall war, zeigt die andere Kreuzung mit Nr. 39: Zucht 36 in Tab. XXI, die gleichfalls eine hellere Nachkommenschaft hat als die

anderen Zuchten der betreffenden Gruppe. Tabl. XXI zeigt ferner, daß Häsin Nr. 28 eine hellere Zucht gab als ihre durch denselben Bock gedeckte Schwester Nr. 26. Beide wurden auch durch einen anderen Bock gedeckt (Tab. XXII), wobei Nr. 28 die stärkere Tendenz zur Hervorbringung der tiefen Stufen noch deutlicher zeigt. Nr. 28 ist demnach wohl $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$, Nr. 26 dagegen $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4S_4$. Die Formel $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$ besaß wahrscheinlich Nr. 81, der in jeder Kombination Junge mit verhältnismäßig sehr viel Pigment zeugte, darunter auffallend viel einfarbige (vergl. die Tabellen XXII, XXIV—XXVII). Es ist anzunehmen, daß auch Tiere der anderen Stufen ähnliche Abweichungen wie die der Stufe VIII in ihren Erbformeln zeigen. Sie wurden aber nicht genügend analysiert, um ihr Verhalten genau prüfen zu können. — Die Abweichungen in den Erbformeln bei Tieren der Stufe VIII erklären nun die Übereinstimmung der Tabellen XXI—XXV vollständig; bei der geringen Zahl der Kreuzungen der Stufen VI und VII sind diese zufällig hauptsächlich mit nur einmal heterozygotischen Tieren (vergl. die häufige Benutzung von Nr. 81 in den Tabellen XXIV und XXV), die Tiere der Stufe IX hingegen öfters mit dreifach heterozygotischen (Nr. 28, Nr. 39) gepaart worden, was den Unterschied zwischen dem Erbesitz der Stufe VII und IX ausglich. Es darf nämlich nicht vergessen werden, daß die Modifikabilität immerhin eine recht beschränkte ist, so daß, wie wir früher sahen, die einzelnen Stufen sich durch ihre durchschnittliche Faktorenzahl deutlich unterscheiden, von der keine allzu großen Abweichungen vorkommen. Es ist z. B. kein Kaninchen der Stufe VIII beobachtet worden, das sich der Stufe VI entsprechend als vierfach heterozygotisch erwiesen hätte.

Tabelle XXVI.

Paarungen zwischen Tieren der Stufen IV—V mit solchen der Stufe VIII.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe								Unsicher	Summe
	♀	♂	♀	♂	V	Va	VI	VII	VIII	IX				
107, 186	83	81	IV	VIII			2		2	1	6 VI—VIII	5		
226	197	311	VIII	V								6		
423	400	485	V	VIII	1	1	1	1	1			5		
431	504	483	V	VIII		1	1	1	2			5		
442	543	483	II	VIII		2	1	2				5		
Summe					1	4	5	4	5	1	6 VI—VIII	18		

Tab. XXVI mit Kreuzungen zwischen Tieren der Stufe VIII und typischen Holländern zeigt nichts Bemerkenswertes. Die durchschnittliche Zeichnungsstufe ist gegenüber den vorhergehenden Gruppen erwartungsgemäß wesentlich niedriger. Einen Vergleich des gesamten Versuchsergebnisses mit den theoretisch berechneten Zahlen unterlasse ich ebenso wie bei den soeben behandelten Gruppen deshalb, weil der wechselnde Erbesitz der Stufe VIII die Aufstellung einer allgemein gültigen Berechnung nicht gestattet. Zucht Nr. 107 verhält sich wie eine Kreuzung $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4 \times s_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$, die anderen Zuchten, wie $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4 \times s_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$. Auch Tab. XXVII bestätigt

Tabelle XXVII.

Kreuzungen von Tieren der Stufen II—III mit solchen der Stufe VIII.

Zuchten Nr.	Stamm- Nr. der		Stufe der		Von den Jungen fielen auf Stufe							
	♀	♂	♀	♂	III	IIIa	IV	V	Va	VI	VII	Summe
468	446	485	III	VIII	2							2
120	80	81	IIa	VIII							1	1
388, 425	463	485	II	VIII	3	1	2		1	3		10
452	534	483	II	VIII					2	1	2	5
Summe					5	1	2	—	3	4	3	18

vollkommen unsere Theorie von der Bastardnatur der Holländer, denn in den Zuchten 388 und 452 zeugen Eltern, die fast einfarbig bzw. fast weiß sind und gar keine Spur von einer Ringfärbung zeigen, u. a. typische Holländer, wie ja nach unseren Annahmen zu erwarten war. Die Kreuzung $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$ (Stufe II) \times $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$ oder $S_1s_1S_2s_2S_3s_3S_4s_4$ mußte nämlich eine im wesentlichen intermediäre Nachkommenschaft ergeben und zwar, wenn man ein dreifach heterozygotisches Tier der Stufe VIII verwendet hat

	Stufe				
	III	V	VI	VII	VIII
Berechnet	1	4	6	4	1
Demgegenüber gefunden . . .	4	2	6	2	—

Bevor ich nun die Resultate der bisherigen Erwägungen zusammenfasse, will ich noch einmal zu der Frage betreffs der Anzahl der Holländer-Faktoren zurückkehren. Wir haben bis jetzt von folgenden

Gruppen mit ziemlicher Sicherheit festgestellt, daß sie sich erblich voneinander unterscheiden:

- | | |
|---|----------------------------|
| 1. Die homozygotischen Einfarbigen | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 2. Die heterozygotischen Einfarbigen und einige sich mit ihnen gleich verhaltenden Tiere der Stufe VIII | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 3. Die meisten Tiere der Stufe VIII | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 4. Stufe VII und einige Tiere der Stufe VIII | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 5. Stufe VI | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 6. Die echten Holländer | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 7. Stufen IIa—III | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 8. Die heterozygotischen Husumer | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |
| 9. Die vermutlichen homozygotischen Husumer | $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ |

Das sind also acht Typen, von denen jeder sich um mindestens einen Faktor von dem vorhergehenden unterscheidet, so daß demnach die Zahl der Faktorenpaare zumindest vier betragen muß. Sie kann aber auch etwas größer sein, da es leicht möglich ist, daß sich bei eingehender Prüfung noch weitere erblich geschiedene Gruppen abgrenzen ließen. Es scheint z. B., daß auch Tiere der Stufe IV einen Faktor weniger besitzen als solche der Stufe V. In diesem Falle würden wir nicht ohne Annahme von fünf Faktorenpaaren auskommen. Wenn ich trotzdem konsequent mit vier Faktorenpaaren gearbeitet habe, so geschah das lediglich, um die Verhältnisse so einfach wie möglich darzustellen; auch die benutzten Formeln sind natürlich provisorisch. Ich glaube indessen, daß sie den tatsächlichen nicht allzu fern stehen, und daß die Zahl der Holländer Faktorenpaare im allerhöchsten Falle sechs ist. Denn bei einer gleichsinnigen Wirkung von einer noch größeren Anzahl von Erbeinheiten, müßte aus jeder Kreuzung eine intermediäre und praktisch fast ganz konstante Nachkommenschaft entstehen, was den Tatsachen widerspricht.

Zusammenfassung der Ergebnisse über die Vererbung der Holländer-Züchtung.

Die Ausdehnung der Pigmentierung bei den Kaninchen der Holländer Serie wird durch eine Reihe gleichsinnig wirkender Erbeinheiten beeinflusst, deren Zahl sicherlich nicht kleiner als vier, aber auch kaum beträchtlich höher ist. Je mehr dieser Faktoren bei einem Kaninchen vorhanden sind, desto mehr treten im allgemeinen die pigmentlosen

Stellen zurück. Die Korrelation zwischen Erbformel und Zeichnungsgrad ist jedoch keine ganz strenge, da die einzelnen Typen eine Modifikationsfähigkeit haben, die zwischen benachbarten Genotypen transgredierend sein kann. Es sind eine Anzahl durch ihren Erbbesitz unterschiedene Gruppen aus der Holländer-Reihe festgestellt worden, deren Erbformeln in den Einzelheiten noch nicht genau bestimmt werden konnten. Ein Tier mit der Formel $S_1S_1S_2S_2S_3S_3S_4S_4$ ist einfarbig ohne irgendwelche weißen Abzeichen, selbstverständlich unter der Voraussetzung, daß die Pigmentierung nicht durch andere unabhängig von den Holländer-Faktoren wirkende Erbeinheiten ganz oder teilweise verhindert wird. Ein solcher Faktor ist u. a. x , der „Weiße Wiener“-Färbung erzeugt ohne Rücksicht auf etwa vorhandene Holländer-Faktoren, zu denen er epistatisch ist. Es gibt auch einfarbige Tiere, die in einem Faktor heterozygotisch sind und, untereinander gepaart, Schecken zeugen können. Das andere Extrem der Reihe, Tiere mit der Formel $s_1s_1s_2s_2s_3s_3s_4s_4$, stellen allem Anschein nach die vollkommen rein züchtenden „Husumer“ dar, die außer kleinen Flecken an der Schwanzwurzel und um die Augen weiß sind und blaue Augen haben. Die echten „Holländer“ sind in mehreren Erbeinheiten heterozygotisch und scheinen den Husumern etwas näher zu stehen als den einfarbigen Tieren, von denen sie sich wahrscheinlich in zumindest einem Faktorenpaar auch homozygotisch unterscheiden. S ist gegenüber s nicht dominant. Deshalb ist auch seine Behandlung als Ausdehnungsfaktor rein willkürlich, wir könnten ebensogut sagen, daß den einfarbigen Tieren eine Gruppe von Faktoren fehlt, deren Vorhandensein bei Heterozygotie weiße Abzeichen und im homozygotischen Zustand Husumer Zeichnung hervorruft. Dies würde natürlich an unseren Ergebnissen nichts ändern.

Wir sehen also, daß die Vererbung der Holländer-Zeichnung sehr gut faktoriell gedeutet werden kann und keinesfalls einen Beweis für die Inkonstanz der Erbeinheiten liefert, wie es von einigen Autoren (Castle 32, Haecker 13) zur Erklärung dieser oder analoger Erscheinungen angenommen wird. Über einige Einzelheiten dieser Frage bestehen aber noch Unklarheiten. Auffallend ist z. B. die große Modifikationsfähigkeit der einzelnen Genotypen. Dies kann physiologische Ursachen haben, es ist aber auch möglich, daß hierbei noch andere Faktoren mitwirken, die die Einzelheiten der durch die $S_1S_2S_3 \dots$ -Reihe nur in den Umrissen festgelegten Zeichnung bestimmen. Auch die von den unseren abweichenden Ergebnisse von Hurst (14) bedürfen noch einer Erklärung. Seine Versuche scheinen mir einwandsfrei zu

sein, und doch ist das Auftreten von einfarbigen Tieren in seiner F_2 fast genau nach dem Verhältnis 3 : 1 nicht mit der Annahme gleichsinniger Faktoren vereinbar. (Vergl. das Referat auf S. 261.) Man könnte nun bei den nicht großen Zahlen, die Hurst erhalten hat, die anscheinend monohybride Spaltung auf einen Zufall zurückführen. Ich bin aber eher geneigt zu glauben, daß es einfarbige Tiere gibt, die sich von den bei uns untersuchten unterscheiden und bei denen die Einfarbigkeit nicht durch die Holländer-Faktoren, sondern durch eine besondere Erbinheit bedingt ist, die im homozygotischen Zustand ohne Rücksicht auf das etwaige Fehlen der Holländer-Faktoren die Ausbildung weißer Abzeichen verhindert. In heterozygotischem Zustand wäre hingegen dieser Faktor wirkungslos, da ja auch die Hurstsche F_1 -Generation aus gescheckten Tieren bestand. Dadurch würde er sich von Hagedoorns **L** für Einfarbigkeit unterscheiden, der ja dominant sein soll. Die Annahme dieses einstweilen rein hypothetischen Faktors, der übrigens analog, wenn auch im entgegengesetzten Sinne, wie Faktor **X** wirken sollte, würde außer dem Hurstschen Befund auch die Verhältnisse bei Mäusen und Ratten sehr befriedigend erklären. Bei beiden Nagetierarten scheint nämlich die Ausdehnung der Scheckung von fast weiß bis einfarbig — wie es Hagedoorn (36) und Plate (41) erkannt haben — durch mehrere gleichsinnige Faktoren beeinflußt zu sein. Epistatisch zu diesem verhält sich aber Einfarbigkeit wie eine einfach mendelnde Eigenschaft, was besonders bei Mäusen durch sehr ausgedehnte Versuche nachgewiesen worden ist. Auch bei Kaninchen findet sich aber noch ein Zeichen für das Vorhandensein eines solchen Faktors, den ich im Anschluß an Hagedoorn mit **L** bezeichnen möchte. Wir lernten bereits einfarbige Tiere mit der vermutlichen Formel $S_1s_1S_2s_2 \dots$ kennen, die, untereinander gepaart, Junge mit weißen Abzeichen werfen können. Diese weißen Abzeichen können aber nach unserer Formulierung nur recht beschränkt sein, da die gezeugten Jungen höchstens in zwei Holländer-Faktorenpaaren heterozygotisch sind und demnach in unsere Stufe VIII gehören. Nun kommt es aber manchmal vor, daß einfarbige Tiere eine stark holländische Nachkommen-schaft zeugen. Das war z. B. in einem Versuch Haeckers (13) der Fall; daß dabei eines der Elterntiere ein Russe war, ändert kaum etwas an dem Ergebnis, da ja die weißen Abzeichen sich am hartnäckigsten an der Nase und an den Zehen halten und somit auch bei Russen leicht zu bemerken sind. Auch persönlich hatte ich Gelegenheit, ein Jungtier mit ziemlich typischer Holländer-Zeichnung zu beobachten,

dessen Eltern ganz gefärbt waren, obwohl das eine Tier aus einer Kreuzung Holländer \times Belgier stammte. Eine Verwechslung war unmöglich, da der Besitzer seit einem Jahr nur noch einfarbige Kaninchen besaß. Derartige Fälle würden sich etwa folgendermaßen erklären: $LLs_1s_1 \dots$ ist einfarbig, ebenso $llS_1S_1 \dots$. Bei der Paarung ergeben die beiden Tiere Nachkommen mit der Formel $LlS_1s_1 \dots$, die typische Holländer sind.

Wir haben in der Heterozygotie der untersuchten Holländer den Grund kennen gelernt, weswegen die bisherigen Bemühungen zur Zucht einer konstanten Holländer-Rasse erfolglos waren. Damit ist jedoch keineswegs gesagt, daß auch alle Holländer heterozygotisch sind. Bei gleichsinniger Vererbung wird ja die Ausdehnung der betroffenen Eigenschaft rein durch die Zahl der vorhandenen Faktoren bedingt, und die Kombinationsweise derselben ist anscheinend ohne Einfluß darauf. So ist es denn sehr wahrscheinlich, daß neben den heterozygotischen Holländern auch andere vorkommen, die dieselbe Anzahl von Faktoren, jedoch in homozygotischem Zustande aufweisen. Die Zahl dieser letzten Tiere wäre aber um ein Vielfaches geringer als die der Heterozygoten, so daß ein etwa zur Zucht verwendeter Homozygote aller Wahrscheinlichkeit nach doch wieder nur mit Heterozygoten gepaart wurde und deshalb gar nicht erkannt werden konnte. Aus diesem Grund dürfte nun der Züchter, der sich rationell mit dieser Aufgabe beschäftigen wollte, seine Holländer nicht gleich untereinander paaren, sondern müßte sie zuerst durch Kreuzung mit nachgewiesenen homozygotischen Tieren — gleichgültig ob mit Einfarbigem oder mit Husumern — auf ihre Erbformel prüfen. Kaninchen, die in dieser Kreuzung eine gleichmäßige Nachkommenschaft erzeugen würden, wären die gesuchten homozygotischen Holländer und würden, untereinander gepaart, die konstante Holländer-Sippe erzeugen¹⁾.

V Faktor für Haarform.

Die Vererbung der Haarform soll hier nur kurz erwähnt werden, da sie eigentlich nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehört. Abgesehen von Loisel (18), dessen diesbezügliche Arbeit jedoch kaum ernst genommen werden kann, fanden alle Autoren übereinstimmend, daß der Faktor für normales, kurzes, elastisches Haar, von Baur mit **V** be-

¹⁾ Wie Punnett (1920) mitteilt, ist ihm die Züchtung einer fast konstanten Holländer-Rasse tatsächlich gelungen; vergl. Nachtrag.

zeichnet, dominant ist gegenüber Faktor v , der homozygotisch langes seidenähnliches, sogenanntes Angorahaar bedingt (vergl. Fig. 1). Vv -Tiere sind nur schwer von homozygotisch normalhaarigen an einzelnen längeren Haaren zu unterscheiden; in F_2 findet eine Spaltung in 1 Angora : 3 Normalhaarige statt. V mendelt wahrscheinlich von allen bekannten Faktoren unabhängig, bisher ist keine Farbenrasse bekannt, die nicht als Angoraform gezogen werden könnte. Unsere Versuche mit gewöhnlichen Angoras bestätigten lediglich diese Ergebnisse, und deshalb verzichte ich auf ihre Wiedergabe.



Fig. 20. Struppiges Angora-Kaninchen.

Ein Tier mit sonderbar struppigem Angorahaar -- ähnlich den „gewirbelten“ Angora-Meerschweinchen -- ergab, mit normalhaarigen Kaninchen gepaart, eine kurzhaarige F_1 und eine F_2 , bestehend aus neun normalhaarigen und einem struppigen Angora. Gegenüber dem gewöhnlichen Angorahaar zeigte sich das struppige dominant. Eine F_2 aus dieser Kreuzung wurde nicht erzielt.

Zusammenstellung der einschlägigen Literatur.

Diese Zusammenstellung bezweckt nicht, ein ausführliches Referat über jede einzelne Abhandlung zu geben. Das würde den Umfang vorliegender Arbeit viel zu sehr vergrößern und erscheint mir um so weniger

notwendig, als ja bei Lang (5) von den meisten einschlägigen Schriften sehr ausführliche Auszüge zu finden sind. Deshalb will ich mich im allgemeinen auf eine ganz knappe Inhaltsangabe beschränken, die lediglich zur etwaigen Orientierung für diejenigen dienen soll, denen das Spezialgebiet noch nicht bekannt ist. Hingegen sollen Versuchsergebnisse und Theorien, die von den in dieser Arbeit vertretenen abweichen, etwas ausführlicher erörtert werden.

Die Autoren sind in alphabetischer Reihenfolge angeführt. Die in Klammer stehenden Zahlen verweisen auf die genauen Titel der Schriften, die in dem Verzeichnis der benutzten Literatur zu finden sind.

Castle 1905 (6).

In erster Linie befaßt sich diese Schrift mit Meerschweinchen: über Farbenvererbung bei Kaninchen teilt sie nur das Ergebnis einiger Kreuzungen mit russischen und Angora-Kaninchen mit. Die aus der Kreuzung Russe \times Albino erhaltenen Tiere mit weißen Flecken, die Castle als „Mosaik-Himalayan“ bezeichnet, sind nach Punnett (22) Russen mit Holländer-Abzeichen.

Castle 1907 (7).

Die erste Arbeit, in der betont wird, daß die natürliche Wildfarbe durch mehrere Faktoren bedingt ist. Diese sollen die folgenden sein: **B** für schwarzes, **Y** für gelbes Pigment und **A** für Wildzeichnung. Autor weist besonders auf die Analogie in den Faktoren zwischen den verschiedenen Nagetierarten hin.

Castle in Coll. w. Walter Mullenix u. Cobb 1909 (8).

Nach Besprechung der sehr ausgedehnten Kreuzungen zwischen kurz- und langohrigen Kaninchen und einigen Ausführungen über die Vererbung von Gewicht- und Skelettdimensionen wird das Ergebnis der eingehenden Versuche über Farbenvererbung mitgeteilt. Bei diesen Versuchen wurden unsere Faktoren **A**, **B**, **D**, **G**, **S** und **M** untersucht, und besonders die Wechselwirkungen der ersten vier derselben in grundlegender Art festgestellt. Fast alle möglichen Kombinationen dieser Erbinheiten wurden erhalten und eine Nachkommenschaft von den betreffenden Tieren gezüchtet, die durchaus den theoretischen Erwartungen entsprach. Weniger befriedigen die angewendeten Faktorenbezeichnungen (vergl. hierzu S. 192 der vorliegenden Arbeit).

Castle und Hadley 1915 (9).

Im Anschluß an Versuche über absolute Koppelung der Faktoren **O** und **G** suchen Autoren zu beweisen, daß es angebracht wäre, in derartigen Fällen mehr als zwei Faktoren als antagonistisch zueinander zu

behandeln (System of multiple Allelomorphs). Als weitere Belege für diese Auffassung werden die Koppelung der Faktoren **B** und **Q** bzw. **A** und **N**, ferner die Verhältnisse bei den irischen und Haubenratten angeführt, obwohl die bei diesen beobachtete Vererbungsweise auch anders als durch Koppelung gedeutet werden kann.

Castle und Fish 1915 (10).

Ein heterozygotischer englischer Bock mit viel weißer Farbe wurde mit 13 nicht englischen Häsinnen gekreuzt und die erhaltene Nachkommenschaft in bezug auf den Ausdehnungsgrad der Scheckung untersucht. Nach einer Zeit wurde dieser Bock durch einen seiner Söhne aus der besprochenen Zucht ersetzt, der eine viel ausgedehntere Scheckung aufwies. Es zeigte sich nun, daß der neue Bock viel dunklere Junge zeugte als sein Vater. „Also war er nicht nur dunkler, sondern zeugte auch dunklere Jungen, und doch besaß der Vater nur eine einzige Einheit (Gamete) von Engländer-Zeichnung, und der Sohn erhielt seine englische Zeichnung ausschließlich von derselben Quelle. Demnach veränderte sich die Erbinheit für diese Zeichnung bei der Übertragung vom Vater auf den Sohn. Dies scheint uns ein endgültiger Beweis gegen die Idee der Gametenkonstanz oder Reinheit der Gameten zu sein.“ Uns scheint hingegen diese Arbeit wiederum nur ein Beweis dafür zu sein, daß Versuche mit Kaninchen wie auch mit anderen Säugetieren zur Entscheidung ähnlich grundlegender Fragen gänzlich ungeeignet sind. Da es nicht möglich ist, von diesen Tieren ein vollständig homozygotisches Material zu erhalten oder auch nur die Versuchstiere wirklich eingehend auf ihre Erbformel zu prüfen, haben solche Versuche als Beweismittel stets nur geringen Wert, wenn die betreffenden Behauptungen nicht auch an Pflanzen oder niederen Tieren mit großer Fruchtbarkeit bewiesen werden können. — Auch die vorliegenden Versuche lassen sich auf eine Art deuten, die von der Erklärungsweise der Verfasser vollkommen abweicht: Faktor **K** bedingt nur das Vorhandensein der Scheckung, nicht aber ihre Ausdehnung. Letzteres wird durch besondere Erbinheiten beeinflusst, die der Stammbock Castles gleichfalls heterozygotisch besaß. Sein Sohn hatte wohl in bezug auf **K** aber nicht in bezug auf diese sekundären Faktoren die gleiche Formel wie er und zeugte dementsprechend eine abweichende Nachkommenschaft.

Hagedorn 1912 (11).

Fast sämtliche Farbfaktoren der Nagetiere werden an der Hand eigener Versuche an Mäusen und in beschränktem Maße auch an

Kaninchen ausführlich behandelt. Die in vorliegender Arbeit vertretenen Anschauungen stimmen vollständig mit denen Hagedoorns überein: auch die benutzten Symbole sind die gleichen.

Haecker 1912 (12).

Eine vorläufige Mitteilung über die in der folgenden Schrift behandelten Versuche.

Haecker und Kuttner 1915 (13).

An Beschreibung ihrer Kreuzungsversuche mit Schwarzloh- und Himalajakaninchen knüpfen Verf. Schlußfolgerungen, die nach ihren Worten „mit den Anschauungen des strengen Mendelismus nicht vereinbar sind, vielmehr auf die Möglichkeit einer durch Kreuzung verursachten Beeinflussung der Gameten hinweisen“. Dies wird besonders zu beweisen versucht 1. für die Vererbung der Schwarzlohfärbung und -zeichnung als Ganzes, 2. für ihre Veränderlichkeit in F_1 und F_2 und endlich 3. für die während der Arbeit aufgetretenen weißen Abzeichen. Unsere Auffassung weicht in jedem Punkt von der von Haecker grundsätzlich vertretenen ab.

ad 1. F_1 und F_2 aus der Kreuzung Russe \times Schwarzloh wurden zutreffenderweise auf normale dihybride Spaltung zurückgeführt. Dagegen soll das Auftreten von schwarzen Jungen in folgendem Versuch nur durch kompliziertere Annahmen erklärt werden können: Zwei Russenweibchen mit Schwarzlohzzeichnung aus der F_2 wurden durch einen reinen Black and tan-Bock gedeckt: Nr. I warf 5 schwarze und 7 schwarzlohe Junge, Nr. II nur schwarzloh gefärbte. Da anscheinend gar nicht versucht worden ist, die betreffenden Zuchttiere durch andere Kreuzungen zu prüfen, können wir ohne Bedenken annehmen, daß der „reine“ Bock heterozygotisch Oo war, was ja auch bei rassereinen Zuchttieren häufig vorkommt. Weibchen Nr. II, das nur schwarzlohe Junge warf, war $nnOo$, Nr. I dagegen hatte die Formel $nnOo$ und müßte dementsprechend bei Paarung mit $NNOo$ -Bock auf drei schwarzloh gefärbte ein schwarzes ergeben. Gefunden 7:5 gegenüber den berechneten 9:3. Selbst wenn der Bock geprüft homozygotisch gewesen wäre, ließe sich übrigens dieser Fall leicht durch die Wirkung des Faktors Q erklären (vergl. S. 208).

ad 2. Die Autoren behaupten, daß die Schwarzloh-Eigenschaft durch die Kreuzung verändert worden ist, indem die Variabilität der Lohmerkmale sowohl in F_1 wie in F_2 wesentlich stärker als bei den reinen Black and tans ist, auch zeigen die bei diesen leuchtend loh-gelben Abzeichen bei allen Bastardtieren eine veränderte fahlgelbe Färbung. Uns scheint vor allem die geringe Variabilität der reinrassigen

Black and tans nicht erwiesen. Die Verfasser stützen sich hierbei lediglich auf Aussagen einzelner Züchter, auf die man sich jedoch nicht allzu sehr verlassen darf, da ja die Züchter etwaige schlecht gezeichnete Tiere nicht aufziehen und sie auch nicht gerne erwähnen, da das ja dem Ruf ihrer Zucht schaden könnte. Gerade die Zuchtliteratur, Prämierungsvorschriften usw. zeugen davon, daß die Schwarzlohezeichnung sich sehr unsicher vererbt. Es kommen sehr starke Abweichungen von der vorschriftsmäßigen Zeichnung vor, sogar der extremste Variant Haeckers, ein Tier mit vielen zerstreuten gelben Haaren (vergl. Fig. 6 in seiner Schrift) kommt derart häufig vor, daß es von den englischen Züchtern unter einer besonderen Bezeichnung „brinkled“ angeführt wird. Der eine Ausgangspunkt der Beweisführung ist also angreifbar, der andere — betreffs der lohgelben Farbe — entspricht zwar den Tatsachen, ist jedoch kein Beweis für die Veränderung der Schwarzloheigenschaft. Der leuchtende Ton der Abzeichen vererbt sich eben unabhängig von diesen und wird wahrscheinlich durch gleichsinnige Faktoren bedingt (vergl. S. 206), was die veränderte Farbe der Abzeichen in F_1 vollkommen erklärt.

ad. 3. In zwei Fällen zeugten einfarbige Eltern Nachkommen mit Holländer-Abzeichen, zwei der letzten, die nur geringe Abzeichen aufwiesen, ergaben miteinander gepaart zwei einfarbige Junge. All dies stimmt vollkommen mit unseren Versuchsergebnissen überein und im Gegensatz zu den Verfassern, die eine faktorielle Deutung für vollkommen unmöglich halten, hoffe ich, gezeigt zu haben, daß eine streng mendelistische Erklärung dieser Erscheinungen durchaus naheliegt (vergl. S. 218 ff.).

Wir sahen also, daß alle mitgeteilten Versuche sich leicht erklären lassen, ohne daß man gezwungen wäre, die komplizierte Theorie Haeckers anzuwenden, der alle erwähnten Fälle „als Folge einer durch Kreuzung herbeigeführten geringfügigen Erschütterung der Plasmakonstitution“ betrachtet. Auch theoretisch erweckt diese Auffassung die größten Bedenken, denn wenn schon durch eine dihybride Kreuzung die Plasmakonstitution erschüttert wäre, so würde die ganze moderne Vererbungslehre auf schwankendem Boden aufgebaut sein. Aus diesem Grunde bin ich auch auf diese Arbeit etwas ausführlicher eingegangen und glaube, gezeigt zu haben, daß Haeckers Beweisführung einer Kritik nicht standhalten kann.

Hurst 1905 (14).

Vier Generationen der Kreuzung Hasenkaninchen \times Albinoangora werden analysiert und dabei die Wirkung unserer Faktoren A, G, V

und S untersucht. Für uns ist hierbei von Wichtigkeit, daß Verfasser auch die Holländer-Zeichnung als eine einfach spaltende Eigenschaft bezeichnet, während wir dieselbe durch gleichsinnige Faktoren bedingt fanden. Hurst erhielt aus der Kreuzung Holländer · einfarbig eine F_1 von 15 Tieren mit verschieden ausgeprägten weißen Abzeichen (Stufe VII—VIII) und einem Einfarbigen. Die F_1 entsprach also ganz unseren Versuchen, nicht so die F_2 , die aus 16 einfarbigen, 34 intermediären und 17 holländischen Kaninchen bestand. Wir haben hier tatsächlich ein fast genau monohybrides Verhältnis, obwohl zu bemerken ist, daß Hurst unter Holländern nicht nur typische Tiere unserer Stufen IV—V versteht, sondern anscheinend alle, die einen „Kragen“ haben (Stufe III—VI). Dies geht aus Abbildungen in einer anderen Arbeit hervor (15). Tiere der Stufe VI kommen nun aber, wie unsere Versuche zeigten, auch in F_1 vor und müßten dann nach Hurst heterozygotisch sein. Demnach ist in seinem Versuch die Abgrenzung der 17 Holländer von den 34 vermutlichen Heterozygoten willkürlich, vielmehr stellt auch Hursts F_1 eine kontinuierliche Reihe zwischen den Stufen III und IX dar, wie es bei Polymerie zu erwarten war. Unvereinbar mit dieser ist aber die hohe Zahl der einfarbigen Tiere, die des Verfassers Annahme einer einfachen Spaltung vollauf berechtigt. Es kommen allerdings auch bei Wirkung der gleichsinnigen Holländer-Faktoren — wie wir sie in unseren Versuchen fanden — in der F_1 -Generation Tiere vor, die nur in einer oder zwei Erbinheiten heterozygotisch sind und dementsprechend, miteinander gepaart, einen hohen Prozentsatz einfarbiger ergeben (vergl. unsere diesbezüglichen Tabellen), dann waren aber die gescheckten Jungen alle weitgehend pigmentiert, weil ihnen nur wenige der Ausdehnungsfaktoren fehlen konnten. Nach der Formulierung, die sich in dieser Arbeit gut bewährt hat, wäre z. B. aus der Paarung zweier doppelt heterozygotischen Tiere etwa 25% einfarbige Tiere, aber nur 6% aus Stufe VI und weniger gefärbte überhaupt nicht zu erwarten. Demgegenüber waren in Hursts F_2 neben 23,9% Einfarbigen auch 25,4% Tiere der Stufen III—VI vorhanden. Bei Anwendung anderer Formeln gelingt es nicht besser, diese Zahlen auf gleichsinnige Faktoren zurückzuführen. Man muß demnach das Ergebnis von Hurst entweder als zufällig ansehen oder aber annehmen, daß bei seinem Versuch neben den Holländer-Faktoren auch eine andere, uns nicht bekannte Erbinheit mitgewirkt hat (vergl. S. 255).

Hurst 1906 (15).

Über Kaninchen enthält diese Schrift nur eine kurze Darstellung der Ergebnisse aus der vorigen Arbeit und eine Zusammenstellung der

vom Verfasser gefundenen mendelnden Eigenschaftspaare. Dabei wird auch die rezessive Silberung erwähnt, die bei unseren Versuchen nicht beobachtet werden konnte.

Hurst 1911 (16).

Enthält eine kurze Mitteilung über Reinzuchtversuche mit Holländern. Ebenso wie bei uns gaben diese unter sich gepaart eine stark variierende Nachkommenschaft, in der keine einfarbigen Tiere erschienen sind (eine gute Bestätigung unserer Ergebnisse). Hingegen kamen weiße Tiere vor, doch ist nicht näher bestimmt, was für welche das sein sollen. Husumer vererbten konstant. Wie Verfasser seine Ergebnisse deutet, wird nicht gesagt, nur die Bemerkung, daß hochpigmentierte Tiere gegen die helleren dominieren sollen, weist darauf hin, daß Hursts Auffassung von der unseren wohl beträchtlich abweicht.

Hurst 1913 (16a).

War mir weder im Original, noch in einem Referat zugänglich.

Lang 1914 (5).

Die bis 1913 erschienene Literatur wird sehr ausführlich referiert, von den meisten Versuchen werden die erhaltenen Ziffern mitgeteilt. Verfasser versucht, eine einheitliche Faktorenbezeichnung einzuführen, und zwar gebraucht er die Anfangsbuchstaben von den griechischen Bezeichnungen der bewirkten Eigenschaften. Die Nachteile des mnemotechnischen Systems zeigen sich hierbei darin, daß Lang Punetts Faktor **D** = deepening (unser **Q**) wohl wegen seines Namens mit Castles Intensitätsfaktor (unser **D**) verwechselt und beide als **P** bezeichnet.

Loisel 1910, 1906 (18, 19).

1. Versuch: Kurzhaarig \times Angora = 10 kurzhaarig mit Spuren des Angoracharakters + 2 Angora. Angora \times kurzhaarig = nur drei kurzhaarige Jungen.

2. Versuch: 3 heterozygotische graue Häsinnen aus der Kreuzung Russe \times Belgier (Formel **NnGg**) wurden zuerst mit einem grauen, dann mit einem schwarzen Bock aus der gleichen Zucht gekreuzt. Die Häsinnen ergaben

mit dem schwarzen Bock 72 schwarze, 70 graue, 37 russische Jungtiere,

„ „ grauen „ 2 „ 63 „ 35 „ „

Diese Versuche sollen beweisen, daß der Vater „nicht nur einen Teil der Eigenschaften der Nachkommen bestimmt, sondern auch die Vererbung der großelterlichen rezessiven Eigenschaften modifiziert“. Ein Versuch, die Erbformel der Versuchstiere zu analysieren, wurde nicht unternommen, trotzdem ist es klar, daß in Versuch I das kurzhaarige

Weibchen ein heterozygotisches Angora war: das eigenartige Zahlenverhältnis in Versuch II (2 schwarz : 63 wildfarbig) kann vielleicht durch **Q** verursacht sein, falls es nicht auf einer Verwechslung beruht. Charakteristisch ist eine Bemerkung des Verfassers, derzufolge eine Änderung der Farbe in den Würfen einer Häsin auf eine Kopfverletzung derselben zurückzuführen ist.

Porzig 1910 (21).

Diese bedauerlicherweise durch die „Deutsche Gesellschaft für Züchtungskunde“ herausgegebene Arbeit ist ein gutes Beispiel dafür, welche vollkommene Unkenntnis bezüglich der Ergebnisse der Vererbungsforschung bei praktischen Züchtern herrscht, sogar bei solchen, die eine führende Rolle spielen. Als bezeichnend für die Arbeit seien folgende Sätze angeführt: „Ferner wurde die Havanna-Häsin mit einem schwarzen Rammler gekreuzt. Das Resultat war ein Schwarzes im Wurf. Hier liegt in der ersten Generation bereits Aufspaltung vor. Ein Havanna-Rammler, mit schwarzer Häsin gekreuzt, ergab nur Havanna-Jungtiere, in der zweiten Generation wird schwarz rezessiv (?) auftreten. Braun dominiert über schwarz, weil noch Wildfarbe darin enthalten ist.“

Punnett 1912 (22).

Eine sehr sorgfältig ausgeführte Analyse der Faktoren **B**, **C**, **G** und **Q**. Die Deutung der recht komplizierten Verhältnisse, welche durch Faktor **Q** verursacht werden, ist wohl eine der schönsten Leistungen dieser Art (vergl. S. 31). Die einzelnen Farben werden durch ausgezeichnete Farbenphotographien gezeigt.

Punnett 1916 (23).

Im Anschluß an einige weiteren Beiträge zu der Analyse des Faktors **Q** begründet der Verfasser seine ablehnende Stellungnahme gegenüber der Castle-Wilsonschen „multiples Allelomorphs“-Theorie.

Punnett 1918 (24).

Keine Versuche über Farbenvererbung, sondern nur über Vererbung des Gewichtes.

Schulz 1915, 1916, 1918 (25—28).

Der Verfasser hat durch eine Reihe von Versuchen gezeigt, daß es möglich ist, durch Rasur usw. die Färbung von Kaninchen wesentlich zu verändern. Bei Russen wurde z. B. die weiße Parbe künstlich in schwarz umgewandelt, ferner wurden Wildfärbung und alle möglichen Zeichnungsmuster willkürlich hervorgerufen. Inwiefern es sich dabei

tatsächlich um eine Sichtbarmachung latenter Erbanlagen handelt, läßt sich wohl einstweilen kaum entscheiden.

Sturtevant 1913 (29).

Die absolute Koppelung zwischen **A** und **M** wird mit Bezug auf die „Theory of multiples Allelomorphs“ erörtert.

Wilson 1913 (30).

Eine Behandlung der Koppelung zwischen **Q** und **B** von demselben Gesichtspunkt aus. Mir nur aus einem Referat bekannt.

Woods 1913 (31).

Soweit mir bekannt, ist dies die älteste Arbeit über Vererbung bei den Kaninchen. Der Verfasser bezweckte, durch Kreuzungen von schwarzen und weißen Kaninchen Galtons bzw. Mendels Gesetze zu prüfen. Wohl stellte er das Versagen des Galtonschen Gesetzes fest, verhielt sich aber gegenüber Mendel etwas mißtrauisch, da seine Versuche kleine, uns rein zufällig erscheinende Abweichungen von den erwarteten Zahlen ergaben.

Nachtrag.

Einige neuere Versuche.

Seit der Fertigstellung meines Manuskripts wurden im Institut für Vererbungsforschung weitere Zuchtversuche unternommen, deren Ergebnis, soweit es von Interesse ist, vor der Drucklegung im folgenden kurz erwähnt werden soll.

Eisengraufärbung. Einige unserer eisengrauen Tiere wurden durch verschiedene Kreuzungen geprüft und zeigten sich teils, wie jene von Punnett, von der Formel **BBQqGgCc**, teils aber von der Formel **BBQqGgCCdd**. Hiermit wird unsere Annahme bestätigt, derzufolge bei **BBQq**-Tieren die Wirkung des Faktors **D** eine andere ist, je nachdem er homo- oder heterozygotisch vorhanden ist. In dem ersten Fall sind die Tiere schwarz mit Spuren von Wildcharakter, in dem zweiten eisengrau (vergl. S. 210).

Die Wirkung von **Q** auf **O** (vergl. S. 210). Es wurden weitere Belege gefunden, die dafür sprechen, daß **Q** auf **O** in ganz analoger Weise einwirkt wie auf **G**. Insbesondere sind in Zuchten eines schwarzen **BbQqGgOo**-Bockes Junge geworfen worden, die etwa den Eisengrauen entsprechen: Die schwarzlohen Abzeichen sind nur angedeutet und der Bauch ist sehr dunkel.

Eine Kopplung zwischen **B** und **M**. Entgegen meiner ursprünglichen auf S. 214 ausgesprochenen Meinung muß die Möglichkeit einer Kopplung zwischen **M** und **B** zugegeben werden. Es sind nämlich in zwei Kreuzungen von heterozygotisch einfarbigen **Mm**-Tieren mit gelben Kaninchen neben einfarbigen auch japanisch gefärbte Junge geworfen worden und zwar im Verhältnis 6 Japaner zu 4 ganz gefärbten. Die gelben Elterntiere, deren Formel **bbmm** sein mußte, entstammen einer seit sieben Generationen ingezüchteten Rasse, aus der wohl gelbe, aber niemals japanische Tiere ausgespaltet sind. Am besten kann man dies nun erklären, wenn man annimmt, daß **M** und **B** absolut gekoppelt sind, und daß alle gelben Tiere **mmbb**, Japaner **BBmm** und die homozygotisch Einfarbigen endlich **BBMM** sind. Dies würde ganz den Verhältnissen entsprechen, die wir bei Vererbung der Russenzeichnung gesehen haben; die Frage bedarf allerdings weiterer Prüfung.

Kreuzungen zwischen Husumern und Einfarbigen. Um den Erbbesitz der Husumer zu prüfen, wurden verschiedene derselben mit homozygotisch einfarbigen Tieren gekreuzt. Zwei dieser Zuchten ergaben eine sehr gleichmäßige Nachkommenschaft, die größtenteils der Stufe VI angehörten. Es erschienen daneben nur zwei Junge der Stufe VII und eines der Stufe Va. Die Nachkommenschaft der anderen Zuchten variierte zwischen den Stufen VI—VIII. Die zu diesen verwendeten Husumer müssen also heterozygotisch gewesen sein, während vielleicht die anderen zwei homozygotisch gewesen sind. Kein einziges Tier in allen diesen Zuchten wies eine typische Holländer-Zeichnung auf oder war gar noch weniger pigmentiert; so scheint sich also zu bestätigen, daß die vollkommen heterozygotischen Tiere der Holländer-Reihe nicht typische Holländer, sondern etwas mehr pigmentierte Kaninchen sind (vergl. S. 233).

Inzuchtswirkung. Verschiedene unserer Kaninchenstämme sind seit 6—7 Generationen sehr streng ingezüchtet worden und wiesen alle Zeichen einer starken Inzuchtsdegeneration auf: die Tiere waren außerordentlich klein und schwächig und besaßen eine sehr verminderte Fruchtbarkeit. In diesem Jahre wurden verschiedene solcher Kaninchen mit anderen ebenfalls ingezüchteten, aber einem anderen Stamme angehörenden Tieren gekreuzt. Da zeigte sich sofort eine anscheinend vollständige Aufhebung der Inzuchtswirkung, die geworfenen Junge waren von der normalen Größe und Lebensfähigkeit. Diese Erscheinungen wurden nicht näher untersucht, waren aber so auffallend

und stimmten derart mit den Inzuchtercheinungen bei Antirrhinum, Mais usw. überein, daß sie hier erwähnt werden solltea.

Neuere Literatur.

Castle, W. E., Studies of heredity in rabbits, rats and mice. Washington 1919. Carn. Inst. publ. Nr. 288. Neben Betrachtungen über die englische Zeichnung, die im großen und ganzen bereits früher erörtert worden sind (Castle & Fish vergl. S. 92), veröffentlicht Verfasser seine sehr ausführlichen Holländer-Zuchtversuche, die er durch ein System von „Multiples allelomorphs“ zu erklären sucht. Er nimmt vier homozygotische Typen der Holländer-Reihe an, nämlich White Dutch (unsere Husumer), „Dark“ und „Tan“ Dutch (beide etwa unserer Stufe VI entsprechend, aber sich in den Einzelheiten der Zeichnung voneinander unterscheidend) und „self“ (ganz gefärbt). Je zwei dieser Typen sollen untereinander gekreuzt eine monohybride Spaltung ergeben, wobei aber die einzelnen Typen die Neigung haben, einander ähnlicher zu werden. Obwohl diese Auffassung vollkommen der unseren entgegengesetzt ist, glaube ich auf ihre Widerlegung verzichten zu dürfen, da eine solche bereits durch Punnett veröffentlicht worden ist.

Punnett, B. C., The Genetics of the dutch rabbit — a criticism. 1920, Cambridge, Journ. of genetics IX. Eine kritische Erörterung der soeben erwähnten Arbeit von Castle. Punnett steht auf dem Standpunkt, daß die Vererbung der Holländer-Zeichnung rein faktoriell gedeutet werden kann. Er nimmt hierzu drei Faktoren (NTS) an, deren jeder die Pigmentierung etwas vergrößern soll, daneben aber noch einen weiteren, **P** genannt, dessen Wirkung eine viel stärkere als die der erstgenannten sein soll. So verändert z. B. **P** die Zeichnung eines typischen Holländers in ganz gefärbt, die eines Husumers in typische Holländer-Zeichnung. Die Punnettsche Erklärung weicht nicht stark von der in dieser Arbeit vertretenen ab. Er bezeichnet seine Faktoren NTS zwar nicht als gleichsinnig, spricht sich aber auch nicht deutlich gegen diese Annahme aus. Ganz neu ist uns auch der stärker als die gleichsinnige Reihe wirkende Faktor **P** nicht. In unseren Versuchen war zwar kein Zeichen für sein Vorhandensein zu finden, wir mußten aber immerhin einen hypothetischen zu der Holländer-Reihe epistatischen Faktor **L** annehmen, um die Versuche Hursts erklären zu können (vergl. S. 255). Allerdings verursacht **P** nach Punnett nur dann Einfarbigkeit, wenn schon eine gewisse Anzahl Holländer Faktoren vor-

handen ist. Sonst äußert sich **P** darin, daß nach der Kreuzung eines stark pigmentierten, **P** enthaltenden Tieres mit einem helleren die **F₂** im Gegensatz zu unseren Versuchen keine kontinuierliche Reihe bildet, sondern deutlich in eine weniger und eine stärker pigmentierte Gruppe zerfällt. Nur die Tiere der zweiten Gruppe enthalten eben **P**. Bemerkenswert ist, daß es Punnett gelungen ist, eine fast konstante Holländer Rasse zu züchten, was ja auch nach vorliegender Arbeit möglich sein mußte (vergl. S. 256).

Potsdam, Institut für Vererbungsforschung.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

I. Allgemeine Lehrbücher der Vererbungslehre.

1. Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. Aufl. Berlin (Borntraeger) 1920.
2. Bateson, W., Mendels Principles of Heredity, 3d impr. Cambridge (University Press) 1913.
3. Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig (Engelmann) 1913.
4. Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig (Vieweg) 1913.
5. Lang, A., Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena (Fischer) 1914.

II. Schriften über Vererbung bei den Kaninchen.

6. Castle, W. E., Heredity of Coat Characters in Guinea-Pigs and Rabbits. Carnegie Institution Publ. Nr. 23. 1905.
7. — Colour Varieties of the Rabbit and of other Rodents, their origine and inheritance. Science V. 26, S. 287, 1907.
8. — und Hadley, Ph., The English Rabbit and the Question of Mendelian unit-character constancy. Am. Nat. V. 49, S. 23, 1915.
9. — in collaboration with Walter, H. E., Mullenix, R. C. and Cobb, S., Studies of inheritance in Rabbits. Carnegie Inst. Publ. Nr. 114, 1909.
10. — and Fish, H. D., The black and tan Rabbit and the significance of multiple Allelomorphs. Am. Nat. Bd. 49, S. 79, 1915.
11. Hagedoorn, A. L., The genetic Faktors in the development of the house-mouse which influence the coat colour. Ztschr. für induktive Abstammungs und Vererbungslehre, Bd. VI, S. 97, 1912.
12. Haecker, V., Über Kreuzungsversuche mit Himalaya- und Black and tan-Kaninchen. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft. Halle a. S., Bd. II, S. 302, 1912.
13. — und Kuttner, O., Über Kaninchenkreuzungen II zur Frage der Unreinheit der Gameten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. XIV, S. 44, 1915.

14. Hurst, C. C., Experimental Studies on heredity in Rabbits. Linnean Society Journal Zoology, V. 29, S. 283, 1915.
 15. — Mendelian Characters in Plants and Animals. Report of the conference on Genetics Royal Horticultural Soc. S. 114, 1906.
 16. — The application of the Principles of Genetics to some practical problems. Rabbits. IV. Conférence internationale de génétique. Paris 1911.
 - 16a. — Breeding experiments by the director of the Burbage Exp. Stat. IV. Dutch Rabbits (Hindley, Baseter & Sons.) 1913.
 17. Lang, A., Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. f. ind. Vererb.- u. Abst.-Lehre, IV. Bd., 1910, S. 1.
 18. Loisel, G., Association française pour l'avancement des sciences. Comptes rendues de la 34. session. Paris 1906.
 19. — Etudes expérimentelles de l'influence du père dans l'hérédité chez le pain. Comptes rend. de la société de biologie. Paris 1910. V. 68, S. 193.
 - 19a. Mac Dovel, E. C., Size inheritance in Rabbits. Carnegie Inst. exp. evol. 22, 1914.
 20. Mahlig, P., Unsere Kaninchen. 2. Aufl. Berlin (Pfennigstorff) 1909.
 21. Porzig, M., Die Vererbung in der Kaninchenzucht. 38. Flugschrift der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde. Berlin 1916.
 22. Punnett, C. R., Inheritance of Coat-colour in Rabbits. Journ. of Genetics, V. 2, 1912, S. 221.
 23. — Further experiments on the Coat-colour in Rabbits. Journ. of Gen. Bd. 5, 1915, S. 37.
 24. — Genetic Studies on Rabbits. Journ. of Genetics, Bd. 8, S. 1, 1918.
 25. Schultz, W., Schwarzfärbung weißer Haare durch die Rasur und die Entwicklungsmechanik der Farben von Haaren und Federn. I. Abhandl. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 21, S. 535, 1915.
 26. — II. Abhandl. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 22, S. 139, 1916.
 27. — III. Abhandl. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 22, S. 222, 1916.
 28. — Verstärkte Erbfaktoren für Albinismus bei Russen. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 8, S. 26, 1918.
 29. Sturtevant, The Himalayan Rabbit Case with some considerations on multiple Allelomorphs. Amer. Nat. Bd. 47, S. 234, 1913.
 30. Wilson, J., Interalternativ as opposed to coupled mendelian Factors. Scientific Proceedings Dublin 1913.
 31. Woods, F. A., Mendels Laws and some Records in Rabbits Breeding. Biometrika V. 2, S. 299, 1913.
- III. Sonstige Schriften, insbesondere über Vererbung von Scheckung.
32. Castle, W. E. und Philipps, J. C., Piebald rats and selection. Carnegie Institut. Publ. 1914.
 33. — Some experiments in mass selection. Am. Natur. Bd. 49, 1915.
 34. Cuenot, L., La Loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. zool. exp. et gén. Notes 3, 4, 5, V. II, III, VI, 1904, 1905, 1906.
 35. Durham, F., Further experiments in the inheritance of coat-colour in mice. Am. Nat. Bd. 48, S. 74, 1914.

36. Hagedoorn, A. L. u. A. C., Studies on variation and selection. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. XI, 1914.
 37. Little, Dominant and recessiv spotting in mices. Am. Nat. Bd. 48, 1914, S. 74.
 38. Mac Curdy und Castle, W. E., Selection and cross-breeding in relation to the inheritance of coat-pigment and coat-patterns in rats and guineapigs. Carnegie Instit. Publ. 70, 1907.
 39. Mac Douell, E. C., Piebald rats and the influence of multiple factors 1916. Amer. Natur. Bd. 56, S. 719.
 40. Morgan, T. H., Breeding experiments in rats. „Amer. Nat. 43, S. 182, 1909.
 41. Plate, L., Einige Bemerkungen über die Farbenrassen der Hausmaus und die Schreibweise der Erbformeln. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. VI, S. 275, 1912.
 42. — Vererbungsstudien an Mäusen. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 24, S. 291, 1918.
 43. Pearl, R., Seventeen years selection of a character showing mendelian inheritance. Am. Nat. Bd. 49, 1915.
-

Die Weißbrandpanaschierung von *Acer negundo* L.

Von Privatdozent Dr. Georg Lakon.

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 2. Januar 1921.)

Über das Wesen der Panaschierung im allgemeinen sind wir durch die bekannten Untersuchungen von Erwin Baur aufgeklärt. Seine schöne Arbeit über die Panaschierung bei *Pelargonium zonale*¹⁾, welche zur Aufklärung der Frage der „Pfropfbastardierung“ führte, hat die überraschende Tatsache zutage gefördert, daß hier die Exemplare mit weißbrandigen Blättern sogenannte Periklinalchimären zwischen einer weißen und einer grünen Sippe darstellen. Diese Periklinalchimären gehen wiederum aus Sektorialchimären hervor und zwar dadurch, daß ein Vegetationspunkt an der Sektorengrenze auftritt dort, wo die Grenze zwischen grünem und weißem Gewebe nicht genau radiär verläuft, sondern eine ein- bis zweizellige Schicht vom Gewebe der einen Sippe das Gewebe der anderen Sippe überlagert.

Baur konnte an Pelargonien folgende mannigfache Formen der Panaschierung an ein und demselben Exemplar feststellen: 1. Sektorial geteilte weißgrüne Pflanzen; sie tragen teils weiße (auf dem weißen Sektor sitzende) teils grüne (auf dem grünen Sektor sitzende), teils sektorial geteilte weißgrüne oder weißbrandige bzw. außen weiße, innen grüne (an der Sektorengrenze sitzende) Blätter bzw. Sprosse. — 2. Periklinalchimären mit weißbrandigen Blättern und außen weißen, innen grünen Sprossen. An solchen Pflanzen treten gelegentlich auch

¹⁾ Baur, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „*Varietates albo-marginatae* Hort.“ von *Pelargonium zonale*. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 1, 1909. S. 330—351.

rein grüne oder rein weiße Blätter bzw. Sprosse auf. — 3. Periklinalchimäre mit umgekehrter Verteilung der Komponenten Weiß und Grün, nämlich innen weiß, außen grün, wodurch die Blätter am Rande dunkelgrün, im Zentrum gelblich grün erscheinen. — 4. Doppelchimäre, d. i. sektorial geteilte Chimäre, deren einer Sektor aber seinerseits periklinal geteilt, während der andere rein grün bzw. rein weiß ist.

Beim Studium des Baumlebens, dem ich mich in den letzten Jahren gewidmet habe, haben die panaschierten Holzgewächse meine besondere Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, und zwar erwies sich hierbei *Acer negundo* als ein besonders günstiges Objekt¹⁾. Die Untersuchung der Verteilung der beiden Anteile Grün und Weiß förderte Verhältnisse zutage, die allgemeineres Interesse beanspruchen dürfen, denn es stellte sich heraus, daß der weißbrandblättrige *Acer negundo* eine hochkomplizierte, vielfache Chimäre darstellt, die an einem Individuum fast alle denkbaren Kombinationen von sektorialer und periklinaler Verteilung von Grün und Weiß vereinigt. Ferner demonstriert diese hochkomplizierte Chimäre in idealer Vollkommenheit das Hervorgehen der einen Kombination von Grün und Weiß aus der anderen nach dem von Baur (a. a. O.) festgestellten Modus. Die Schilderung dieser Verhältnisse ist der Zweck der vorliegenden Arbeit.

1. Die äußere Verteilung von Grün und Weiß in den panaschierten Blättern.

Die Blätter der von mir untersuchten panaschierten Exemplare von *Acer negundo* weisen im allgemeinen ein tiefgrünes Binnenfeld mit einem rein weißen Rand auf (weißbrandige Blätter) (Fig. 1). Vergleichen wir das Grün dieses Binnenfeldes mit dem Grün der ganz grünen Blätter der nicht panaschierten Exemplare, so fällt uns sofort der Unterschied in der Intensität auf; das grüne Binnenfeld zeigt ein deutlich helleres, freudigeres Grün. In selteneren Fällen zeigt selbst das grüne Binnenfeld der weißbrandigen Blätter zweierlei Grün; nämlich eine weitere, hellere Abstufung (Fig. 2). Diese helleren Felder stellen in diesen Fällen meist einen allmählichen Übergang vom Grün zum Weiß

¹⁾ Vergl. Lakon: Über die jährliche Periodizität panaschierter Holzgewächse. Ber. deutsch. Bot. Ges. Bd. 34. 1916. S. 639—648. 3 Abb. — Über die Festigkeit der Ruhe panaschierter Holzgewächse. Ebenda. Bd. 35. 1917. S. 646—652. 1 Abb. — Der Eiweißgehalt panaschierter Holzgewächse geprüft mittels des makroskopischen Verfahrens von Molisch. Biochem. Zeitschr. Bd. 78. 1916. S. 145—154.

dar, doch selten kommen sie auch als mehr oder weniger isolierte hellere Inseln im dunkleren Grün vor. Neben den weißbrandigen Blättern kommen nun auch völlig grüne und völlig weiße Blätter (bezw. Sprosse) vor, und ferner alle Kombinationen zwischen Weiß und den drei Abstufungen von Grün. Vereinzelt konnte ich noch das Vorkommen von Blättern beobachten, welche gleichzeitig sowohl ganz grüne, wie weißberandete und halb grüne, halb weißberandete Foliolen mit beiden Ab-



- Fig. 1. Panaschiertes Foliolum von *Acer negundo* mit weißem Rand und gleichmäßig grünem Binnenfeld.
- Fig. 2. Panaschiertes Foliolum von *Acer negundo* mit weißem Rand und grünem Binnenfeld in zwei Abstufungen von Grün. (Einfach schraffiert: hellgrün. Doppelt schraffiert: dunkelgrün.)
- Fig. 3. Halbpanaschiertes Blatt von *Acer negundo*. Rechte Hälfte (schwarz) ist normal tiefgrün. Die linke Hälfte ist randpanaschiert mit zwei Abstufungen von Grün wie bei Fig. 2.

stufungen von Hellgrün aufwiesen (Fig. 3). Eine Umkehrung der Panaschierung derart, daß die Blätter am Rande dunkelgrün, im Zentrum hellgrün erscheinen, wie sie Baur¹⁾ an *Pelargonium* und Küster²⁾ neuerdings an *Acer negundo* beobachteten, konnte ich an den von mir untersuchten *Negundo*-Exemplaren nicht feststellen.

¹⁾ A. a. O. S. 333, 345.

²⁾ Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. Biol. Centrbl. Bd. 39. 1919, S. 212—251. S. 235.

2. Die Anatomie der normalen und der weißbrandigen Blätter.

Das Mesophyll der normalen, grünen Blätter von *Acer negundo* zeigt einen einfachen Bau (vergl. Fig. 4) ohne deutliche Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym. Das einschichtige Palisadenparenchym besteht aus kurzen, breiten Zellen. An Stelle von Schwammparenchym finden wir drei Schichten von mehr oder weniger isodiametrischen Zellen mit nur kleinen Interzellularräumen. Sämtliche Mesophyllzellen sind mit grünen Chlorophyllkörnern versehen. Diese

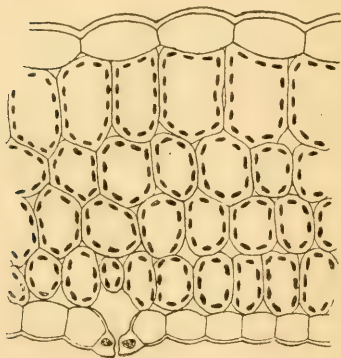


Fig. 4.

Querschnitt durch ein normales, grünes Blatt von *Acer negundo*. Sämtliche Mesophyllzellen enthalten Chlorophyll (480fach vergrößert).

Struktur des Blattes durch die Panaschierung zieht, sind daher für diese Baumart hinfällig.

Das Mesophyll der weißbrandigen Blätter unterscheidet sich im wesentlichen von dem der normal grünen Blätter dadurch, daß einige Zellschichten chlorophyllos sind (Fig. 5—7), und zwar gehen die

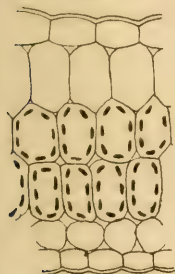
anatomischen Befunde, welche in völliger Übereinstimmung zu den Angaben von Solereder¹⁾ und Warsow²⁾ stehen, widersprechen gänzlich der Darstellung von Alice Rodrigue³⁾. Letztere gibt die anatomische Struktur des Mesophylls beim nicht panaschierten *Acer negundo* als „die bei den normalen Blättern der meisten Dikotylen übliche“, aus einer Palisadenschicht und einem von großen Interzellularräumen durchsetzten Schwammparenchym bestehend an. Anscheinend ist Rodrigue einer groben Verwechslung zum Opfer gefallen; die Schlüsse, die sie daraus auf die Beeinflussung der anatomischen

¹⁾ Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899. S. 270.

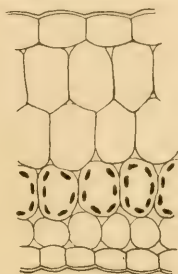
²⁾ Systematisch-anatomische Untersuchungen des Blattes bei der Gattung *Acer* mit besonderer Berücksichtigung der Milchsaftelemente. Beih. z. Bot. Centrbl. Bd. XV. 1903. S. 493—601. S. 507 und 571.

³⁾ Les feuilles panachées et les feuilles colorées. Rapport entre leurs couleurs et leur structure. Publikation d. Universität Genf. Laboratoire de Botanique, Prof. R. Chodat. 4. Sér. X. Fascic. S. 38 ff.

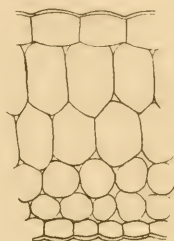
grünen Chlorophyllkörner im grünen Binnenfeld der weißrandigen Blätter den beiden subepidermalen Zellschichten des Mesophylls ab (Fig. 5), so daß hier nur die beiden mittleren Zellschichten chlorophyllhaltig sind. Da, wo die oben geschilderte hellere Abstufung des Grüns vorhanden ist, fehlen auch in einer weiteren, nämlich in der an der oberen subepidermalen Schicht angrenzenden Zelllage die Chlorophyllkörner (Fig. 6). In den ganz weiß erscheinenden Regionen ist dagegen das gesamte Mesophyll chlorophyllos (Fig. 7). Ein Blick auf die Fig. 4—7 zeigt ferner, daß mit dem Verlust der Chloroplasten auch das Gesamt-



5



6



7

Fig. 5. Querschnitt durch die gleichmäßig mittelgrüne Partie eines randpanaschierten Blattes von *Acer negundo*. Die beiden subepidermalen Zellschichten sind chlorophyllos. (480fach vergrößert.)

Fig. 6. Querschnitt durch die hellere Abstufung von Grün eines ungleichmäßig grünen Binnenfeldes eines randpanaschierten Blattes. Nur die untere zweite Mesophyllschicht trägt Chlorophyll. Die übrigen drei Zellschichten sind chlorophyllos. (480fach vergrößert.)

Fig. 7. Querschnitt durch ein ganz weißes, albikates Blatt des panaschierten *Acer negundo*. Das gesamte Mesophyll ist chlorophyllos. (480fach vergrößert.)

mesophyll an Umfang zurückgeht. Am schwächsten entwickelt ist das Blatt dort, wo sämtliche Zellschichten chlorophyllos sind. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß dies auf die dürrtigere Ernährung dieser unproduktiven Blätter zurückzuführen ist.

In den oben als chlorophyllos geschilderten Mesophyllzellen fehlen die Chloroplasten vollständig¹⁾. Das gilt aber nur für die völlig aus-

¹⁾ Die ganz weißen Blattregionen erweisen sich daher bei makroskopischer Untersuchung nach dem Verfahren von Molisch als im höchsten Grade arm an Eiweißstoffen. (Vergl. Lakon, Der Eiweißgehalt panaschierte Blätter geprüft mittels des makroskopischen Verfahrens von Molisch. Bioch. Zeitschr. Bd. 78. 1916. S. 145 ff.)

gewachsenen, ein reines Weiß aufweisenden Triebe. Bei ganz jungen, noch im Stadium der Streckung befindlichen Trieben erscheinen dagegen vielfach die nicht grünen Stellen an den Blättern (bezw. die in ihrem ganzen Umfang der grünen Farbe entbehrenden Blätter) sowie die jungen Sprosse selbst nicht völlig weiß, sondern mehr gelblich bis gelblichgrün bezw. mit einem leichten Stich ins Grüne. Bei der mikroskopischen Untersuchung können wir feststellen, daß hier die Zellen der chlorophylllosen Partien nicht völlig frei von Chloroplasten sind, sondern mehr oder weniger geringe Überreste von solchen enthalten und daß diese Chloroplastenrudimente nicht ganz farblos, sondern gelblich bis grünlichgelblich gefärbt sind. Es hat also den Anschein, als ob der Rückgang und die Auflösung der Chloroplasten im Laufe der Streckung der Blätter (und Sprosse) sich vollziehe¹⁾. In diesem Zusammenhang ist es von Interesse darauf hinzuweisen, daß ich Gelegenheit hatte, auch panaschierte *Negundo*-Exemplare zu untersuchen, welche mir dadurch auffielen, daß auch ihre völlig ausgewachsenen Blätter nur ganz vereinzelt rein weiße Partien aufwiesen: hier war vielmehr sowohl der nicht grüne Rand der Blätter wie die der grünen Farbe in ihrem ganzen Umfange entbehrenden Blätter nicht rein weiß, sondern gelblich bis hellgrünlich, d. h. die ausgewachsenen randpanaschierten Blätter zeigten hier das grüne Binnenfeld nicht auf einem weißen, sondern auf einem gelben bis hellgrünen Grund. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß auch hier die Randpanaschierung — ähnlich wie bei den rein weiß berandeten Exemplaren — darauf zurückzuführen ist, daß nur die beiden inneren Mesophyllzellschichten mit normalen, grünen Chlorophyllkörnern versehen sind. Während aber dort, wo die chlorophylllosen Stellen rein weiß erscheinen, die Zellen der beiden chlorophyllfreien subepidermalen Schichten völlig frei von Chloroplasten sind, enthalten bei den gelbrandigen Blättern dieselben Zellen — ähnlich wie sonst bei den nicht ausgewachsenen Blättern — noch gelbgrünlich gefärbte Chloroplastenrudimente. Hier hat es also den Anschein, als ob die Chloroplasten der fortschreitenden Auflösung bis zuletzt Widerstand zu leisten vermögen, mit dem Erfolg, daß wenigstens geringe Überreste erhalten bleiben können. In manchen Fällen ist sogar der Rückgang der Chromatophoren so gering, daß der Unterschied zwischen den Zellen mit normalen und mit rudimentären Chloroplasten ein nur gradueller ist. •

¹⁾ Vergl. auch: Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Bd. I. S. 671 ff.

3. Die Anatomie der panaschierten Sprosse.

Die anatomische Untersuchung der Sprosse meiner panaschierten Versuchspflanzen ergab, daß auch hier im Prinzip die Verhältnisse ähnlich liegen, wie beim weißbrandigen *Pelargonium*.

Äußerlich können wir folgende Kategorien von Sprossen unterscheiden:

- I. in ihrem ganzen Umfange tief grüne,
- II. in ihrem ganzen Umfange ganz weiße,
- III. in ihrem ganzen Umfange gleichmäßig hellgrüne Sprosse,
- IV. gestreifte Sprosse und zwar Streifen in sämtlichen Kombinationen der Farben I—III.

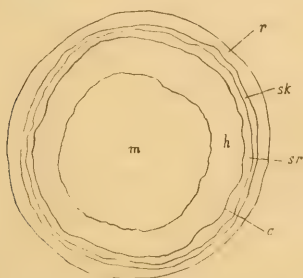


Fig. 8. Schematische Darstellung des Sproßquerschnitts bei *Acer negundo*. M = Mark, h = Holzkörper, c = Cambium, sr = sekundäre Rinde, sk = Sklerenchymring, r = primäre Rinde.

nämlich:

- a) halb tiefgrün und halb ganz weiß (bezw. gestreift); sektorale Kombination von I und II,
- b) halb tiefgrün und halb hellgrün (bezw. gestreift); sektorale Kombination von I und III,
- a) halb ganz weiß, halb hellgrün (bezw. gestreift); sektorale Kombination von II und III.

Die anatomische Untersuchung ergibt (die Anordnung der verschiedenen Gewebearten ist aus Fig. 8 ohne weiteres ersichtlich):

Bei I. Die ganze Rinde grün.

Bei II. Primäre Rinde ganz weiß. In der sekundären Rinde sind die Markstrahlen etwas grün.

Bei III. Alles grün, bis auf einige äußere Schichten der primären Rinde. Anzahl der albikaten Zellschichten wechselnd, daher der Verlauf der Grenzlinie zwischen Grün und Weiß unregelmäßig.

Bei IV, a) Tiefgrüner Sektor wie bei I, weißer Sektor wie bei II.

Bei IV, b) Tiefgrüner Sektor wie bei I, hellgrüner Sektor wie bei III.

Bei IV, c) Ganz weißer Sektor wie bei II, hellgrüner Sektor wie bei III.

Die Sprosse I und II stellen sozusagen die beiden reinen Rassen (Grün und Weiß) dar. Sproß III ist eine Periklinalchimäre. Sproß IVa ist eine Sektorialchimäre zwischen den beiden Rassen Grün und Weiß. Sproß IVb stellt eine Sektorialchimäre dar, deren einer Sektor der grünen Rasse angehört, während der andere wiederum seinerseits eine Periklinalchimäre der Art III darstellt. Bei Sproß IVc liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei IVb, nur daß hier der reine Sektor nicht der grünen, sondern der weißen Rasse angehört. Dort, wo eine sektoriale Verteilung der Komponenten vorliegt, verläuft die Grenze nicht immer in genau radialer Richtung, sondern es treten oft Unregelmäßigkeiten auf, wie solche von Baur¹⁾ für *Pelargonium* beschrieben und abgebildet worden sind.

4. Der panaschierte *Acer negundo* eine vielfache Chimäre!

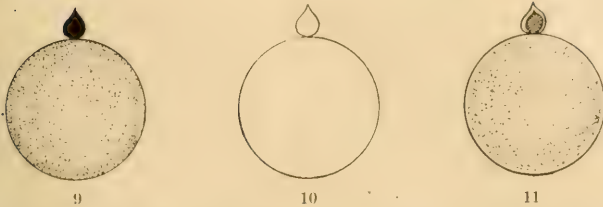
Die oben beschriebenen verschiedenen Formen in der Verteilung von grünem und albikatem Gewebe in Blättern und Sprossen von *Acer negundo* konnten an ein und demselben Individuum festgestellt werden. Hierbei konnte der von Baur beobachtete innere Zusammenhang zwischen Sproß und Blatt, sowie die Entstehung der Periklinalchimären aus Sektorialen bestätigt werden.

I. Ganz grüne Sprosse tragen normal grüne Blätter und ganz grüne Seitensprosse (vergl. schematische Darstellung auf Fig. 9).

II. Ganz weiße Sprosse tragen ganz weiße Blätter und ganz weiße Seitensprosse (Fig. 10).

III. In ihrem ganzen Umfange hellgrüne Sprosse (außen weiße, innen grüne Periklinalchimären) tragen weißbrandige

¹⁾ A. a. Ö. S. 344.



9

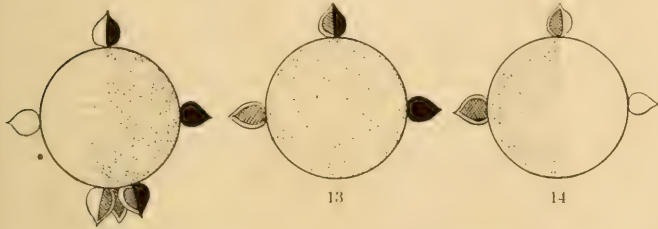
10

11

Fig. 9. Schematische Darstellung eines tiefgrünen Sprosses von *Acer negundo* und seiner Blattprodukte. Der in seinem ganzen Umfange getüpfelte Sproß (in Querschnitt) ist normal chlorophyllhaltig, ebenso das dunkelgrüne Blatt.

Fig. 10. Schematische Darstellung eines ganz weißen Sprosses. Sproß und Blatt sind völlig chlorophylllos.

Fig. 11. Schematische Darstellung eines hellgrünen Sprosses. Nur die getüpfelte innere Region des Sprosses enthält Chlorophyll. Das Blatt ist weißrandig.



12

13

14

Fig. 12. Schematische Darstellung eines sektorial panaschierten, halb tiefgrünen (getüpfelt!), halb weißen Sprosses. Am weißen Sektor sitzt ein ganz weißes, am grünen ein dunkelgrünes Blatt. An der Grenze: oben bei radialem Verlauf der Grenze ein halb weißes, halb dunkelgrünes Blatt. Unten bei unregelmäßigem Verlauf der Grenze verschiedene Kombinationen: rechts zwischen dunkelgrüner und weiß überlagerter Partie ein halb dunkelgrünes, halb weißrandiges Blatt; in der Mitte, an der weiß überlagerten Partie ein weißrandiges Blatt; links, zwischen weißer und weiß überlagerter Partie ein halb weißes, halb weißrandiges Blatt.

Fig. 13. Schematische Darstellung eines sektorial geteilten, halb tiefgrünen (ganz getüpfelt), halb hellgrünen (bis auf eine Randzone getüpfelt!) Sprosses. Am tiefgrünen Sektor sitzen normale, dunkelgrüne, am hellgrünen Sektor weißrandige Blätter. An der Grenze ein halb dunkelgrünes, halb weißrandiges Blatt.

Fig. 14. Schematische Darstellung eines sektorial geteilten, halb weißen, halb hellgrünen, bis auf eine Randpartie chlorophyllhaltigen (getüpfelt!) Sprosses. Am weißen Sektor ganz weiße, am hellgrünen Sektor weißrandige, an der Grenze halb weiße, halb weißrandige Blätter.

Blätter und gleichmäßig hellgrüne Seitensprosse (Fig. 11).

IV. Gestreifte Sprosse (Sektorialchimären) und zwar:

- a) Halb tiefgrüne, halb rein weiße (bezw. gestreifte) Sprosse (Fig. 12) tragen am grünen Sektor ganz grüne, am weißen Sektor weiße Blätter und Seitensprosse, und ferner an der Grenze zwischen grünem und weißem Sektor: halb grüne, halb weiße, oder weißbrandige oder halb grüne, halb weißbrandige, oder halb weiße, halb weißbrandige (bezw. gemischte) Blätter und sektorial geteilte halb tief grüne, halb rein weiße, oder halb tiefgrüne, halb hellgrüne oder halb weiße, halb hellgrüne, oder schließlich periklinalchimärisch aufgebaute hellgrüne Seitensprosse.
- b) Halb tiefgrüne, halb hellgrüne (bezw. gestreifte) Sprosse (gemischte Chimären) (Fig. 13) tragen am tiefgrünen Sektor ganz grüne Blätter und Seitensprosse, am hellgrünen Sektor weißbrandige Blätter und hellgrüne Seitensprosse, an der Grenze halb tiefgrüne, halb weißbrandige Blätter bezw. halb tiefgrüne, halb hellgrüne Seitensprosse.
- c) Halb ganz weiße, halb hellgrüne (bezw. gestreifte) Sprosse (gemischte Chimären) (Fig. 14) tragen am weißen Sektor ganz weiße Blätter und Seitensprosse, am hellgrünen Sektor weißbrandige Blätter und hellgrüne Seitensprosse, an der Grenze halb weiße, halb weißbrandige Blätter bezw. halb weiße, halb hellgrüne Sprosse.

Der in den einzelnen Fällen geschilderte Zusammenhang zwischen Sproß und Blättern bezw. Seitensprossen ist die Regel. Er zeigt, wie sämtliche Formen von Blättern und Seitensprossen aus der halb weiß, halb grünen Sektorialchimäre (Fig. 12) hervorgegangen sein können. Aus dem rein grünen Sektor entspringen rein grüne (Kategorie I), aus dem rein weißen Sektor rein weiße Seitensprosse und Blätter (Kategorie II); an der Grenze zwischen den beiden Sektoren stehende Seitenorgane können verschieden beschaffen sein: bei genau radialem Verlauf der Grenzlinie sind die Vegetationspunkte und die aus diesem sich entwickelnden Seitensprosse und Blätter ebenso

wie die Mutterpflanze sektorial grünweiß geteilt (Kategorie IV a); bei ungleichmäßigem Verlauf der Grenzlinie kann ein Vegetationspunkt aus einer Stelle entspringen, wo der grüne Sektor von einer dünnen Schicht des weißen Sektors vollständig überlagert ist, so daß die hier entstehenden Seitenorgane Periklinalchimären nach Kategorie III sind¹⁾; ist der Vegetationspunkt nur zum Teil weiß überlagert, im übrigen aber tief grün, so sind die aus diesem hervorgehenden Sprosse nach Kategorie IV b gebaut; sitzt der Vegetationspunkt schließlich zum Teil auf dem ganz weißen, zum anderen Teil auf dem grünen aber an der betreffenden Stelle weiß überlagerten Sektor, so entstehen Sprosse von der Kategorie IV c.

Die randpanaschierten Exemplare von Holzgewächsen werden in der Gärtnerei vorwiegend durch Stecklinge vermehrt. Wir können demnach bei der Verfolgung des Aufbaues unseres panaschierten Baumes davon ausgehen, daß er ursprünglich randpanaschiert war. Die Sprosse dieser Art haben — wie wir bereits gesehen haben — in den äußersten Zellschichten der Rinde keine Chromatophoren und erscheinen daher hellgrün. An solchen Sprossen finden wir meist gleichartige Nebensprosse und randpanaschierte Blätter. Diesen Zusammenhang veranschaulicht das Schema auf Fig. 11. Untersuchen wir aber eine größere Anzahl von Nebensprossen, so finden wir vereinzelt auch solche, die nicht ihrem Stammsproß gleichen, sondern entweder rein grün oder gänzlich weiß sind. Hier muß, wie Baur ausgeführt hat²⁾, angenommen werden, daß die Seitenvegetationspunkte ausschließlich den inneren, grünen, oder den äußeren, chlorophyllosen Zellschichten ihren Ursprung verdanken. Dann muß aber gelegentlich auch der Fall eintreten können, daß ein seitlicher Vegetationspunkt nicht genau inmitten, sondern an der Grenze eines solchen Störungsgebietes auftritt, woraus die Entstehung sämtlicher oben erwähnter Formen von sektorialen (bzw. gemischten) Chimären abgeleitet werden kann.

Es ist bemerkenswert, daß — wie ich oben (vergl. S. 273) hervorhob — an den von mir beobachteten *Negundo*-Exemplaren eine Umkehrung der Panaschierung, d. h. periklinal geteilte Sprosse, die innen weiß, außen grün sind und Blätter mit tiefgrünem Rand und hellgrünem

¹⁾ Näheres über das Hervorgehen von Periklinalchimären aus Sektorialchimären bei Baur, a. a. O. S. 344.

²⁾ A. a. O. S. 501.

Binnenfeld tragen, nicht auftrat, obwohl die Entstehung solcher Periklinalchimären aus den Sektorialchimären ebenso leicht denkbar ist wie die Entstehung der außen weißen innen grünen Periklinalchimären mit weißbrandigen Blättern. Abgesehen von dieser Kombination, die nach Küster¹⁾ nichtsdestoweniger auch an *Acer negundo* auftritt, sind an den von mir beobachteten Exemplaren gleichzeitig sämtliche von Baur an *Pelargonium zonale* festgestellten Kombinationen an ein und demselben Individuum vereinigt aufgefunden worden. Unser weißbrandpanaschierter *Acer negundo* stellt demnach eine hoch komplizierte, gemischte Chimäre dar.

5. Schlußbemerkungen.

Beobachtungen über die Vererbung beim panaschierten *Acer negundo* konnte ich nicht machen, da meine Exemplare infolge mangels an männlichen Individuen nur taube Früchte hervorbrachten. Auch ist an und für sich ein Baum zum Studium der Vererbung der Panaschierung wenig günstig. Ich möchte hier nur bemerken, daß die Früchte der randpanaschierten Sprosse weiß bis elfenbeingelb waren mit grünen Flecken im Flügelgewebe; an rein weißen Ästen entwickelten sich rein weiße, an normal grünen rein grüne Früchte. Es ist zu erwarten, daß die panaschierten Früchte des weißbrandigen Ahorns rein weiße, also nicht lebensfähige Keimlinge hervorbringen, wie dies nach den Untersuchungen Baur's²⁾ bei den weißbrandigen Pelargonien der Fall ist, was mit dem Umstand zusammenhängt, daß die Sexualzellen aus den äußersten, bei den weißbrandigen Pflanzen chlorophyllosen Zellschichten des Vegetationspunktes hervorgehen. Ich finde in der Tat eine ältere Angabe von Graf von Schwerin³⁾, wonach die grünfleckigen Früchte des weißbrandpanaschierten *Acer negundo* — ähnlich wie die ganz weißen Früchte — nur rein weiße, völlig chlorophyllose Keimlinge liefern.

Die konsequente Durchführung des Prinzips, daß bei den panaschierten Pflanzen aus den grünen Zellen grüne und aus den weißen Zellen nur weiße hervorgehen können, läßt sich an unserer hochkomplizierten Chimäre an ein und demselben Individuum besonders instruktiv beobachten. Diese Regel-

¹⁾ A. a. O. 1919. S. 235.

²⁾ Vergl. Baur, a. a. O. 1909. S. 335 ff., 345.

³⁾ Über Variation beim Ahorn. Mitt. d. deutsch. dendrol. Gesellsch. 1895. S. 31—46. S. 43.

mäßigkeit in der Deszendenz der grünen und der albikaten Zellen schließt indessen das Auftreten von Anomalien keinesfalls aus. Ich konnte in der Tat nach langem Suchen ganz vereinzelte Fälle beobachten, wo an rein weißen Zweigen kleine isolierte grüne Areale auftraten, bei welchen ich vergebens nach einem auch nur entfernten Zusammenhang mit grünen Mutterzellen suchen mußte. Küster¹⁾, der dieser Erscheinung besondere Beachtung widmete, konnte in langjähriger Beobachtung eine stattliche Anzahl solcher Ausnahmefälle feststellen. Er mißt²⁾ dieser Erscheinung größere Bedeutung bei. Er weist mit Recht darauf hin, daß diese Zellen zu der Annahme drängen, daß nicht bloß aus grünen Zellen albikate, sondern daß auch umgekehrt aus albikaten Zellen grüne hervorgehen können: die Veränderung der Qualitäten bei der Abspaltung albikater Zellen sei demnach keine unwiderrufliche, sondern sie stelle einen reversiblen Vorgang dar. Der Umstand, daß die Abspaltung grüner Zellen aus Albikaten nur selten auftritt und es auch dann nur bis zu kleinen Sprenkeln bringt, rechtfertigt m. E. die Annahme, daß den albikaten Zellen zwar die Ergrünungsfähigkeit nicht völlig abgeht, aber diese Fähigkeit eine „Schwächung“ aufweist, die das Ergrünen unter den üblichen Bedingungen unmöglich macht. Findet aus irgend einem Grunde vorübergehend eine Störung in den normalen äußeren oder inneren Bedingungen statt, so kann in dem davon betroffenen Zellkomplex Ergrünen eintreten. Das auf diese Weise entstehende grüne Areal bleibt indessen klein, da die Bildung grüner Zellen aufhört, sobald die Störung vorüber ist. Es ist anzunehmen, daß die bedingte Ergrünungsfähigkeit nur in embryonalen Zellen noch vorhanden ist, während den ausgewachsenen albikaten Zellen diese Fähigkeit völlig verloren geht. Das trifft zweifellos bei meinen *Negundo*-Pflanzen zu, denn hier verschwinden mit dem Auswachsen der Blätter die Chloroplasten in den ganz weißen, albikaten Zellen völlig. Bei gelbpanaschierten Exemplaren derselben Baumart bleiben dagegen die Chloroplasten — wie oben erwähnt wurde — auch in den ausgewachsenen Zellen erhalten, was bei anderen Pflanzenarten bekanntlich überhaupt die Regel ist.

Das von Küster³⁾ wiederholt erwähnte vorzugsweise Auftreten von rein weißen Trieben am alten Holz kann ich auf Grund meiner

¹⁾ A. a. O. 1919. S. 230.

²⁾ Ebenda. S. 244.

³⁾ A. a. O. S. 226, 229, 251.

jahrelang beobachteten Exemplare vom panaschierten *Acer negundo* bestätigen. Ein hochstämmiges Individuum bildete an der Region, wo die Hauptäste abzweigen, vorzugsweise rein grüne Triebe, während an den unteren Partien des Stammes jahraus jahrein fast ausschließlich reinweiße Schößlinge auftraten. Es hat den Anschein, als ob die schlafenden Knospen im chlorophyllfreien Gewebe länger lebensfähig bleiben bezw. leichter zum Austreiben gelangen als die im grünen Rindengewebe. Eine leichtere Triebfähigkeit würde an die von mir festgestellte verminderte Festigkeit der Ruhe bei den rein weißen Trieben gegenüber den grünen erinnern¹⁾. Ich hoffe auf diese Frage später an anderer Stelle zurückkommen zu können. Die von Küster²⁾ erwähnte bemerkenswerte vertikale Stellung der am alten Holz sitzenden rein weißen Sprosse ist eine bei Schößlingen allgemein zu beobachtende Erscheinung, die mir bei meinen forstbotanischen Studien stets aufgefallen ist.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß die von Küster³⁾ erwähnte geringere Widerstandsfähigkeit der ganz weißen Blätter und Triebe panaschiierter Bäume auch für die von mir beobachteten randpanaschierten *Negundo*-Individuen zutrifft. Ich habe bereits in meiner vorhin zitierten Arbeit darauf hingewiesen, daß die rein weißen Triebe infolge der fehlenden Eigenassimilation niemals zu einer reichlichen Ablagerung von Reservestoffen kommen; ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze tritt hier nicht ein. Die Folge davon ist, daß diese Triebe zu einem regelrechten Knospenschluß nicht gelangen; sie wachsen vielmehr, soweit die äußeren Bedingungen Wachstum überhaupt zulassen, fort, ohne in den Ruhestand überzugehen, und fallen, für den Winter so wenig vorbereitet, den ersten Frösten zum Opfer. Was die Empfindlichkeit der weißen Blätter anbelangt, so genügt es, an die bereits oben geschilderte schwächere Entwicklung ihres Mesophylls zu erinnern, um ihre größere Zartheit und Empfindlichkeit zu erklären (vergl. S. 275). Diese zarte Konstitution der weißen Blätter oder Blattpartien ist vermutlich auf das Fehlen der Eigenassimilation zurückzuführen.

¹⁾ Lakon, Über die Festigkeit der Ruhe panaschiierter Holzgewächse. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 35. 1917. S. 646—652. 1 Abb.

²⁾ A. a. O. S. 229.

³⁾ A. a. O. S. 226—227.

Kleinere Mitteilungen.

Zur quantitativen Auffassung multipler Allelomorphe.

Von Richard Goldschmidt, Berlin-Dahlem.

(1 Textfigur.)

(Eingegangen am 4. April 1921.)

In einer kürzlich erschienenen Untersuchung über eine Serie multipler Allelomorphe für Augenfarbe bei *Drosophila* nimmt der Verfasser, H. J. Muller (Further changes in the White-Eye series of *Drosophila* and their bearing on the manner of occurrence of mutation. Journ. Exp. Zool. 31. 1920) zu unserer Annahme (Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Julius Springer 1920) Stellung, daß multiple Allelomorphe häufig verschiedene quantitative Zustände eines Gens seien. Er glaubt dabei „definitiv“ beweisen zu können, daß dies in dem ihm vorliegenden Fall nicht zutrifft. Da nun derartige Schlußfolgerungen leicht kritiklos in die Literatur übernommen werden, so sei hier kurz ihre Irrtümlichkeit aufgezeigt.

Mullers erster Beweis ist der: Wenn die multiplen Allelomorphe quantitative Zustände eines Gens sind, das selbst in bezug auf seine Quantität variiert, dann muß man die Mutationen, die zu den neuen Allelomorphen führen, ihrer Zahl nach in eine binomiale Kurve anordnen können. Bei der Untersuchung von 10 Fällen von Mutationen zeigte es sich, daß das nicht der Fall ist. Diese Argumentation beruht nun auf einem völligen Mißverständnis der quantitativen Auffassung der multiplen Allelomorphe. Wenn letztere als quantitative Zustände des Gens angesehen werden, so kann dies doch unmöglich bedeuten, daß sie alle innerhalb der normalen Variabilität dieser Quantität liegen; sonst müßten sie ja dauernd in der Population vorhanden sein. Zwar können sie unter dieser Auffassung theoretisch durch systematische Selektion von Plus- und Minusquanten erhalten werden; treten sie aber plötzlich als Mutationen auf, so haben wir bisher nicht den geringsten Anhaltspunkt darüber, daß für die Lage dieser Mutationen irgend eine Regel gilt. Ob es nun große oder kleine Sprünge sind, die häufiger auftreten, hat nicht das geringste mit der quantitativen Variation zu tun. Es ist vielmehr dies das noch ungelöste Problem vom Wesen der Mutation,

das für Mutationen der Quantität kein anderes ist als für Mutationen der Qualität. Das folgende Schema (Fig. 1) illustriert die Situation: die mittlere Kurve gibt die normale Variation der Quantität des Gens an; rechts und links sind die Kurven der quantitativ gedachten multiplen Allelomorphie, also Plus- oder Minus-Quantitäten des gleichen Gens. Sie können durch systematische Selektion aus der Ausgangskurve erhalten werden; sie können aber auch durch plötzliche starke Quantitätsänderungen, also als Mutanten entstehen. Die Wahrscheinlichkeit, mit der solche Mutanten entstehen, ist uns gänzlich unbekannt und irgend eine Annahme über ihre Häufigkeit nicht aus den gegebenen Voraussetzungen abzuleiten. Mullers Argumentation beruht also in diesem Punkt auf irrtümlichen Voraussetzungen.

Das zweite Argument Mullers scheint auf den ersten Blick beweisender zu sein. Die von ihm untersuchten multiplen Allelomorphen liegen alle im X-Chromosom. Das heterozygote Männchen erhält sie also alle in halber Quantität und trotzdem sind die Außencharaktere in beiden Geschlechtern identisch. Muller schneidet hier ein wichtiges Problem an, dessen Lösung aber doch nicht so einfach auf der Hand liegt: es ist nämlich im wesent-

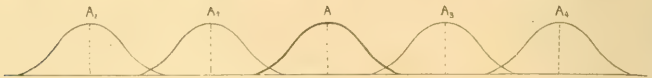


Fig. 1.

lichen nicht genetischer, sondern entwicklungsphysiologischer Natur. Für somatische Faktoren gibt es Fälle, in denen es für die Erscheinung der Außeneigenschaft gleichgültig ist, ob ein oder zwei Portionen eines Gens vorhanden sind. Wir sprechen dann von Dominanz. Ist aber dies Vorhandensein einfacher oder doppelter Quantität nicht gleichgültig, dann liegt mehr oder minder intermediäres Verhalten vor. Genau das gleiche kennen wir für geschlechtsbegrenzte Charaktere, bei denen auch beide Typen wohl bekannt sind. Wenn nun in Mullers Fall Heterozygoten und Homozygoten identisch sind, so liegt also das Problem der Dominanz vor und die allgemeine Frage, ob das Vorhandensein von Dominanz die Annahme einer Wirkung der Genquantität ausschließt. Dies ist aber eine Frage, die nicht einfach als Rechenexempel gelöst werden kann, sondern entwicklungsphysiologisch betrachtet werden muß.

Die Idee, daß der Quantität eines Gens eine große Bedeutung zukommt, wäre ganz willkürlich, wenn sie nicht mit bestimmten physiologischen Vorstellungen verknüpft wäre. Tatsächlich gehören beide Dinge in der Entwicklung unserer Theorie eng zusammen. Die Vorstellung ist ja die, daß der Quantität des Gens die Geschwindigkeit einer bestimmten Reaktion entspricht. Diese für die Ausbildung des betreffenden Außencharakters entscheidende Reaktion muß nun, wie auch jeder andere Entwicklungsvorgang,

auf die Zeitverhältnisse aller andern Entwicklungsvorgänge eingestellt sein. Nehmen wir einmal an (ohne daß dies gerade der Wirklichkeit entsprechen muß), daß eine Serie von Allelomorphen der Pigmentierung verschiedene Oxydationsstufen einer Substanz seien. Dann wird die Stufe, die erreicht wird, durch die Länge der zur Oxydation zur Verfügung stehenden Zeit *ceteris paribus* bestimmt. Diese wieder ist bedingt durch die zeitliche Lage des Reaktionsbeginns bei feststehendem Reaktionsende oder aber durch die verschiedene Zeitbestimmung des Reaktionsendes bei gleichartigem Beginn. Das Resultat ist also nicht nur von dem betreffenden Gen abhängig, sondern auch von allen andern Bestimmungsfaktoren für die zeitlichen Verhältnisse des entwicklungsgeschichtlichen Determinationsprozesses. Das phänotypische Resultat im Bastard ist also nicht nur von der halben Quantität des Gens bedingt, sondern ebenfalls von den andern zeitlichen Determinationsfaktoren. Wirken diese nicht anders im Bastard als bei den Elternformen, dann erhalten wir ein intermediäres Resultat: wirken sie aber anders, so können die verschiedenen Dominanzstufen erhalten werden. Natürlich trifft das gleiche für einen geschlechtsbegrenzten Faktor beim Vergleich des homozygoten und heterozygoten Geschlechts zu. Daraus geht aber hervor, daß Mullers Argumentation weder für noch gegen die quantitative Natur multipler Allelomorphe spricht: sie bezieht sich eben auf ein ganz anderes Problem, das nur entwicklungshypothetisch gelöst werden kann, das Problem der Dominanz.

Reine Kette, Genospezies und Stirps.

Von Heinrich Prell, Tübingen.

(Eingegangen am 25. November 1920.)

Von besonderer Bedeutung für die Aufklärung von Erbgängen hat es sich erwiesen, daß man dabei nicht von den Diplonten ausgehen darf, sondern die Haplonten als Grundlage nehmen muß. Gegenstand der Faktorenanalyse muß also stets in erster Linie die haploide (besser azygoide) Phase sein. Das Verhalten der diploiden (besser zygoiden) Phase ergibt sich dann von selbst.

Dieser Grundsatz ist naturgemäß in gleicher Weise bei der Analyse von Kreuzungen autogamer, wie solchen allogamer¹⁾ Organismen als Aus-

¹⁾ Es würde vielleicht richtiger sein, hier von xenogamen, statt allogamen Organismen zu sprechen, da im Vererbungsexperiment die eigentlich zur Allogamie gehörige Geitonogamie, etwa zwischen Nachbarblüten an einem pflanzlichen Individuum als „Autogamie“ bewertet werden muß; die Verwendung des Ausdrucks Allogamie ist aber so gebräuchlich, daß von ihm besser nicht abgegangen wird.

gangspunkt der Erörterung zu nehmen. Das führt dann von selbst auf die tiefgreifenden Unterschiede, welche in vererbungstheoretischer Beziehung zwischen autogamen und allogamen Organismen bestehen. Ihren deutlichen Ausdruck finden diese in der Tatsache, daß nach der Johannsenschen Definition der Begriff der reinen Linie in seiner Anwendbarkeit auf Individuenfolgen autogamer Organismen beschränkt ist. Das praktische Bedürfnis nach einer Bezeichnung für eine reingezüchtete Rasse bei allogamen Organismen, also bei der Mehrzahl der Tiere, verleitet oft genug dazu, auch bei diesen von reinen Linien oder auch von Blutlinien zu sprechen. Um dem inneren Widerspruche, welcher in dieser Verwendung des Ausdruckes Linie liegt, zu entgehen, sei hier die neue Bezeichnung als **reine Kette** eingeführt.

„Reine Linie“ (pure line) und „reine Kette“ (pure chain) sind zwei sich ergänzende Bezeichnungen für Gruppen erbgleicher Individuen aus geschlossenen Generationsfolgen. Eine „reine Linie“ ist der Inbegriff aller Individuen, welche sich von einem einzigen autogamen (selbstbefruchtenden zwittrigen) homozygotischen Ausgangsindividuum ableiten. Demgegenüber ist dann die „reine Kette“ der Inbegriff aller Individuen, welche sich von einem Paare allogamer (getrenntgeschlechtlicher oder kreuzbefruchtender zwittriger) Ausgangsindividuen ableiten, die isogen (also miteinander isozygotisch und jedes für sich homozygotisch) oder ausschließlich in bezug auf die Geschlechtsbestimmung (und etwa damit fest verbundene Charaktere) anisogen sind (also miteinander anisozygotisch, da eben eines, und zwar nur in bezug auf die Geschlechtsbestimmung, heterozygotisch ist). Beide Individuengruppen unterscheiden sich in bezug auf die Zahl der für ihr Zustandekommen erforderlichen Diplonten und in bezug auf das gegenseitige Verhalten der im Diplonten vereinigten Haplonten. In der reinen Linie geht man nur von einem einzigen Diplonten aus, und die ganze Genealogie kann als einfache Linie dargestellt werden. In der reinen Kette geht man von zwei Diplonten aus, und in der Genealogie müssen stets wieder zwei Diplontenformen zusammenkommen und gleichsam auseinanderweichen, so daß eher das Bild einer Kette zustande kommt. Die Haplonten einer reinen Linie sind untereinander genotypisch vollkommen gleich¹⁾; die Haplonten der reinen Kette sind sich in der Regel nur gleich mit Ausnahme des Faktors (oder der Faktorengruppe) für Geschlechtsbestimmung. Der Gegensatz zwischen einer reinen Linie mit ihren genotypisch identischen Haplonten und einer reinen

¹⁾ Genotypische Ungleichheit der Haplonten, wie sie bei einer Generationsfolge von *Phycomyces* und anderen Pilzen infolge der Differenzierung von $+$ - und $-$ -Mycelien in Betracht kommt, oder wie sie bei einer Generationsfolge von *Oenothera lamarckiana* durch „balanced lethals“ erzwungen wird, schließt es aus, daß man hier von „reinen Linien“ im Sinne von Johannsen spricht.

Kette mit ihren meist in bezug auf die Geschlechtsbestimmung verschiedenen Haplonten wird dann besonders augenfällig, wenn mit einem der beiden in der Kette vorhandenen Haplonten auch morphologische Eigenschaften „geschlechtsgebunden“ verknüpft sind, die dann unvermeidliche Heterozygotie des einen Diplonten also stärker betont wird.

Daß die reine Kette, ebenso wie die reine Linie, ausschließlich ein genealogischer Begriff ist, bedarf vielleicht keiner besonderen Betonung: besondere strukturelle Voraussetzungen sind nur für den Ausgangspunkt der betrachteten Individuengemeinschaft gemacht, nicht für die darin zusammengefaßten Individuen selber.

Wenn irgend etwas die Grundlage der gesamten Überlegungen bildet, so muß es auch entsprechend berücksichtigt werden. Es ist also ein auf die Dauer unhaltbarer Zustand, wenn die haploide Phase, wie bisher in keiner Weise kurz deskriptiv gefaßt werden kann. Ebenso ist es nicht anständig, daß bei den genealogischen Erörterungen über die Vererbungsvorgänge gerade diese Grundlage formell fast vollkommen vernachlässigt wird.

Diesem Zustande kann abgeholfen werden, wenn man dazu übergeht, für Vererbungserörterungen nicht nur die Individuen in diploider (zygotider), sondern auch diejenigen in haploider (azygotider) Phase als vollwertige Generationen zu behandeln.

Bis jetzt ist es nur Brauch, fußend auf den Daten der Systematik, die Diplonten (Zygonten) als Generationen anzusehen, und sie als Vertreter von Parental- (oder Paternal-) (P) und Filialgenerationen (F) zu bezeichnen. Die Haplonten (Azygonten) stehen dazwischen, ohne daß von ihnen weiter Notiz genommen wird. Schon die Untersuchungen Paschers an *Chlamydomonas* wiesen hier auf Unzuträglichkeiten hin, da bei den Chlorophyceen die praktisch bedeutungsvollere und auffälligere Form gerade der Haplont ist. Besonders Hartmann (19) hat hierauf bereits ausführlich hingewiesen. Wird jetzt aus theoretischen Gründen auch bei den höheren Organismen, bei welchen der Diplont die äußerlich wichtigere Rolle spielt, dem Haplonten der Hauptwert beigemessen, so muß ihm auch eine entsprechende Hervorhebung zuteil werden. Es wird daher in Vorschlag gebracht, die Individuen in Haplophase ganz allgemein als besondere Generation in vererbungstheoretischem Sinne zu bezeichnen, und dabei zu ihrer Charakterisierung ein Zeichen zu wählen, welches zugleich den Beziehungen zwischen Diplophase und Haplophase Rechnung trägt. Das wird erreicht durch Verwendung der Buchstaben, welche sich bei der phonetischen Transkription der Bezeichnungen für Generationen von diploiden Individuen in griechische Lettern ergeben. Das Verhältnis Haplophase zur Diplophase läßt sich nun morphologisch und genealogisch beurteilen. In morphologischer Hinsicht sind die Beziehungen der Haplonten zur Elterngeneration weniger eng, da sie in der Regel eine gewisse Unabhängigkeit von den Elterndiplonten erlangen, indem sie sich

von denselben physiologisch zu isolieren und meist örtlich zu entfernen pflegen; die Beziehungen zur diploiden Sprößlingsgeneration sind dann enger, da diese unmittelbar aus den vereinigten Haplonten hervorgeht. In genealogischer Hinsicht schließt sich demgegenüber die Haplogeneration enger an die vorangehende Diplogeneration an, da in ihr nichts auftritt, was nicht in der vorangehenden Generation schon vorhanden war, während die nachfolgende Diplogeneration ganz anderen Charakter besitzen kann. Da das genealogische Verhalten zu Vererbungsfragen wohl die größere Rolle spielt, sei phonetisch die Bezeichnung der Haplophase an die der vorangehenden Diplophase angeschlossen. Die typische Reihenfolge der Generationen würde dann lauten: $P - II - F_1 - \Phi_1 - F_2 - \Phi_2$ usw., also: Parental-, Postparental-, 1. Filial-, 1. Postfilial-, 2. Filial-, 2. Postfilial-Generation usw. Daß diese Erweiterung der Generationsschreibung nicht in jedem Falle durchgeführt zu werden braucht, bedarf wohl keiner besonderen Betonung.

Zu Ansichten, welche mit den hier entwickelten weitgehend übereinstimmen, ist inzwischen auf anderem Wege auch v. Wettstein gelangt. Er findet ebenfalls, daß eine nomenklatorische Betonung der Haplonten als Repräsentanten eigener Generationen erforderlich ist, und unterscheidet daher zwischen diploider und haploider Eltergeneration (P_1D und P_1H) und zwischen diploider und haploider Sprößlingsgeneration (F_1D und F_1H) usw. Diese Nomenklatur scheint mir weniger zweckmäßig zu sein, weil sie vererbungstheoretisch ganz verschiedene Dinge unter gleichem Sammelnamen, als P_1 - oder F_1 -Generation, zusammenfaßt und nur durch einen Zusatz unterscheidet. Die grundlegende Gegensätzlichkeit zwischen Haplont und Diplont scheint mir eine stärkere Betonung zu erheischen, ebenso wie ein kurzer einheitlicher Name dafür zweckmäßig erscheint. Daher ist die Bezeichnung als Postparentalgeneration (π statt PH) und Postfilialgeneration (Φ statt FH) hier vielleicht vorzuziehen.

Die ausdrückliche Gegenüberstellung der haploiden und der diploiden Phase in genealogischer Beziehung ist selbstverständlich auch von einiger Bedeutung für die Systematik. Unter dem Begriffe einer „Art“ werden phänotypisch gleiche oder ähnliche Individuen zusammengefaßt. Je nachdem nun, ob die Haplophase oder die Diplophase stärker hervortritt, ist die eine oder die andere als Unterlage der Artcharakterisierung gewählt worden. So kommt es, daß es nebeneinander ausgesprochen haploide Arten (Chlorophyceen) und ausgesprochen diploide Arten (Tiere, höhere Pflanzen) gibt, bei denen jeweils die andere Phase nicht weiter berücksichtigt wird. Dazu treten dann weitere Arten, welche beide Phasen nebeneinander berücksichtigen. Hier erscheint eine gewisse Sonderung der Begriffe angebracht.

Was zunächst die „Art“ als systematische Kategorie angeht, so bedarf es keiner Betonung, daß dieselbe keineswegs einheitlich begrenzt ist. Ohne weiter auf die schon überaus umfangreiche Literatur über den Begriff der

Spezies einzugehen, darf vielleicht darauf hingewiesen werden, daß es wohl zweckmäßig ist, drei Gruppen oder Stufen von „Spezies“ zu unterscheiden, nämlich die Genospezies (Grundart), die Mikrospezies (Kleinart) und die „systematische“ Spezies (Großart). Von diesen bedarf als wichtigste die Genospezies einer genaueren Präzisierung.

Die Verwendung des objektiv gegebenen systematischen Begriffes der Genospezies allein für die reine Linie (Raunkiaer 13) oder außerdem auch noch für die reine Kette ist verfehlt, da die Verknüpfung einer systematischen Kategorie mit einer genealogischen Charakterisierung unter allen Umständen vermieden werden muß. Die Gesamtheit aller Individuen gleicher genotypischer Konstitution, welche nur einerlei Gameten zu bilden vermögen, also Lehmanns isogene Einheit stellt den Lotsyschen Speziesbegriff dar; eine systematische Bedeutung, welche seine Bezeichnung als Genospezies (Ostenfeld) rechtfertigen würde, dürfte demselben aber nicht zukommen, da er nur auf einen Teil der Organismen, die autogamen, anwendbar ist, während von einer allgemeinen systematischen Kategorie auch eine allgemeine Anwendbarkeit zu fordern ist. Es empfiehlt sich vielmehr, zu sagen: Eine Genospezies oder Grundart ist der Inbegriff aller genotypisch gleichen (diploiden) Individuen, welche nur genotypisch einerlei Gameten oder genotypisch zweierlei, ausschließlich in bezug auf die Geschlechtsbestimmung¹⁾ (und gegebenenfalls fest damit verbundene Charaktere) verschiedene Gameten hervorbringen. Grundsätzlich ist daran festzuhalten, daß Genospezies ein rein struktureller Begriff ist, bei welchem, wie nochmals wiederholt sein mag, genealogische Gesichtspunkte nicht in Betracht kommen.

Die Genospezies ist die einzige Stufe des Speziesbegriffes, welche sich klar definieren läßt; den übrigen haftet stets eine gewisse Labilität an.

Vergleicht man die verschiedenen vorliegenden Speziesbegriffe miteinander, so sieht man, daß jeweils der Versuch gemacht wird durch einen übergeordneten mehrere der untergeordneten und die Bastarde zwischen denselben zusammenzufassen. Verschiedene Grundarten (Genospezies), mit ihren Bastarden bilden zusammen die Kleinart (Mikrospezies). Zahlreiche Kleinarten werden mit ihren Bastarden zur Großart (systematische Spezies) zusammengefaßt. Der Grundzug dieser Reihenfolge liegt also darin, daß die genotypische Einheitlichkeit (die genetische wird nirgends berücksichtigt) mehr und mehr zurücktritt, da die Systematik praktisch nicht stets, besser vielleicht: fast nie, in der Lage ist, Genotypen zu ermitteln, sondern nur Phänotypen beschreiben kann. Hat man sich aber nicht von der genotypischen Einheitlichkeit überzeugt, so kann man schon keine Genospezies aufstellen, und muß sich auf die phänotypische Einheitlichkeit verlassen. In der Regel vermag man also systematisch höchstens Kleinarten festzustellen, welche dann sowohl homozygotische wie heterozygotische Individuen um-

¹⁾ Oder etwas Entsprechendes, wie bei Mucorineen.

fassen können¹⁾. Die Begrenzung der Mikrospezies ist ganz willkürlich; man kann also je nach dem Durchführungsgrade der Differenzierung ihrer mehr oder weniger festlegen, und wohl auch unter ihnen solche verschiedener Ordnung unterscheiden: besonders auffällige, meist weiter gefasste, pflegen dann als Rassen (Subspezies) hervorgehoben zu werden.

Die historische Entwicklung hat es mit sich gebracht, daß der Begriff der Spezies zunächst nur auf diploide Organismen zur Anwendung gebracht wurde. Die Feststellung, daß es auch haploide Organismen gibt, welche in haploider Phase, sei es ebenfalls, sei es ausschließlich, stärker in die Erscheinung treten, hat hier zu einer gewissen Komplikation geführt. Die Art der Definition der Genospezies nach den von ihr hervorgebrachten Gameten würde es zwar möglich machen, dieselbe auch auf haploide Organismen zur Anwendung zu bringen. Aber dann, wenn eine „geschlechtliche Differenzierung“ der phänotypisch das Artbild beherrschenden Haplonten vorliegt, wie etwa bei haplodiozischen Moosen oder bei Mucorineen, stößt man doch auf Schwierigkeiten, da hier zwei verschiedene Haplonten, deren jeder „genotypisch einerlei Gameten hervorbringt“, die aber unter sich verschieden sind, zusammen eine Art bilden. Hier erscheint es nötig, auf das Vorhandensein einer weiteren engeren systematischen Einheit hinzuweisen, welche diese Haplonten für sich bezeichnet. Dem Begriff der diploiden Art oder Spezies darf für solche Fälle vielleicht der Begriff der haploiden Art oder *Stirps* gegenübergestellt werden. Als phänotypisch-systematischer Begriff hat diese *Stirps* einen ähnlichen Geltungsbereich wie die Spezies. Wenn es aber gelingt, ihre genotypische Konstitution aufzuklären, so gelangt man zur *Stirps*¹⁾ im engeren Sinne (*Genostirps*), welche den Inbegriff aller

¹⁾ Hier darf vielleicht auf eine gewisse Gegensätzlichkeit zu den Ansichten von Raunkiaer ('18) hingewiesen werden, welcher in seinen „Isoreagenten“ die letzte Einheit der Systematik erblickt. Der Phänotypus, dessen Gleichheit ja zur Zusammenfassung mehrerer Individuen zu einer „Art“ veranlaßt, ist das Reaktionsprodukt von Genotypus (Inbegriff der erblichen Anlagen) und Plastotypus (Inbegriff der beeinflussenden Bedingungen). Sind Phänotypen gleich, so handelt es sich also um Gleichheit des Reaktionsproduktes, nicht aber um Gleichheit der Reaktionsweise, wie das der Ausdruck Isoreagent besagt. Repräsentanten eines gewissen Phänotypus werden in den genetisch nicht geprüften Kategorien des Speziesbegriffes (Kleinart, Großart) vereinigt, ohne Rücksicht darauf, ob sie gleichen Reaktionen ihr Entstehen verdanken. So können recht verschiedene Dinge zusammenkommen, wie homozygotische und heterozygotische Individuen mit Dominanz (*Abraxas grossulariata*), oder wie phänotypisch gleiche Individuen, deren Aussehen durch verschiedene gleichwirkende Gene, die einzeln oder auch gleichzeitig vorhanden sein können, bedingt ist (*Capsella bursa-pastoris* mit normalen Schoten), oder wie kryptomer verschiedene Individuen, oder wie die Vertreter genotypisch bedingter Biotypen und plastotypisch bedingter Pleotypen (*Leptinotarsa decemlineata pallida*).

²⁾ Eine anglierte Form des gleichen lateinischen Ausdruckes hat Galton früher in erheblich abweichendem Sinne gebraucht. Da sein „stirp“ aber praktisch ungebräuchlich geworden ist, droht wohl kaum eine Verwechslung. Es ist daher vielleicht berechtigt, das lateinische Wort selber wegen seiner besonderen Zweckmäßigkeit hier einzuführen.

Haplonten von genotypisch gleicher Konstitution darstellt und somit die Grundlage und Wurzel aller Systematik bildet. Irgend ein genealogischer Charakter kommt der Stirps in keinem Falle zu; auch sie ist ausschließlich strukturell bestimmt.

Im Anschlusse hieran erscheint es nun noch erforderlich, zur Frage des Bastardbegriffes Stellung zu nehmen. Im wesentlichen handelt es sich hierbei um die Klärung der Beziehungen zwischen Bastard und Kombination. Eine genaue Präzisierung der beiden Begriffe dürfte daher angebracht sein.

Ein Bastard ist ein Individuum, welches Anlagen zweier verschiedener Aszendenten in sich vereinigt; danach kann ein Bastard ebensogut haploid als diploid (oder pleoploid) sein, und zwar im letzteren Falle heterozygot oder homozygot. Bastard ist also ein genealogischer Begriff.

Als eine Kombination bezeichnet man demgegenüber allgemein die Zusammenstellung von Anlagen zu einem einheitlichen Anlagenkomplex. Man kann dann unterscheiden zwischen Haplokombinationen und Diplokombinationen (Hartmann), je nachdem die Kombination im Haplonten oder im Diplonten zur Beobachtung gelangt. Dabei ist ausdrücklich zu betonen, daß damit jede Zusammenstellung bezeichnet ist, also auch die elterliche. Kombination ist also ein struktureller Begriff.

Die Kombinationen, welche nach einer Kreuzung auftreten, können verschieden sein. Insbesondere bei mehreren allelomorphen Anlagenpaaren treten in der Deszendenz ahnengleiche und neuartige Kombinationen auf. Ein Bedürfnis, diese beiden Gruppen von Kombinationen zu trennen, liegt unzweifelhaft vor. v. Wettstein tut das, indem er den Begriff der Kombination auf die Neukombination beschränkt: das erscheint unzweckmäßig, da Kombination ein struktureller, Neukombination aber wegen der Gegenüberstellung gegen das frühere Verhalten ein genealogischer Begriff ist. Pascher bezeichnet die Vertreter von Neukombinationen als Haplomikten oder Diplomikten und schafft damit zwei Ausdrücke, welche gut die Unterscheidung zwischen haploidem Bastard und diploidem Bastard wiedergeben.

Weiter unterscheidet v. Wettstein die ahnengleichen Kombinationen (im weiteren hier verwendeten Sinne) als „homogen“ von den neuartigen als „heterogen“. So wichtig diese Scheidung ist, so wenig dürfte sich die Bezeichnung empfehlen, da zum mindesten homogen ein zu oft angewandter Ausdruck ist, der jederzeit zu Unklarheiten Anlaß geben wird. Es liegt nun schon eine sehr gute Bezeichnung für eine ahnengleiche Kombination vor, nämlich rückschlagend oder resurgent (Lang), welcher man dann etwa progressiv für eine neuartige Kombination gegenüberstellen kann. Man wird also zweckmäßig unterscheiden zwischen resurgenten Kombinationen, also ahnengleichen Kombinationen und progressiven Kombinationen, also neuartigen Kombinationen („Kreuzungsnova“) oder Bastarden. Die Kombinationen können dabei Haplokombinationen oder Diplokombinationen sein, und im letzteren Falle homozygote oder heterozygote Diplonten.

Die Bedeutung einer klaren Stellungnahme zum Speziesbegriffe und zum Bastardbegriffe ist dann ersichtlich, wenn man an die Behandlung von „Arten“ herangeht, welche gleichzeitig Haplonten und Diplonten umfassen. Das dürfte also in erster Linie gelten für die Hymenopteren einerseits, deren ♀♀ diploid, die ♂♂ aber haploid sind, und für die Moose andererseits, auf deren teils nach Charakteren des haploiden Pflänzchens, teils des diploiden Sporogons definierte Arten bereits v. Wettstein hingewiesen hat. Besonders hier wird es nötig sein, darauf zu achten, daß bei systematischen Erörterungen eine scharfe Trennung der strukturellen von den genealogischen Charakteren erfolgt, und daß nur die letzteren zur Diagnose herangezogen werden. In dieser Beziehung scheint die Verwendung der genealogisch definierten Ausdrücke homogen und heterogen allerhand Mißverständnissen freie Bahn zu lassen: es dürfte daher zweckmäßig sein, gleich von Anfang an bei der Umformung der Bezeichnungen für die verschiedenen Kategorien von Moosspezies nur rein strukturell definierte Ausdrücke, wie etwa isogen und anisogen, zu verwenden.

Ad. R. Walthers Kritik von Johs. Schmidts Arbeiten über die Vererbung quantitativer Eigenschaften.

Von Ö. Winge.

(Eingegangen am 1. Februar 1921.)

In Band 24 dieser Zeitschrift S. 282—289 (Nov. 1920) hat A. R. Walther unter der etwas irreführenden Überschrift: „Sammelreferat“ einen kräftigen Angriff gegen Johs. Schmidts und R. Pearls Arbeiten aus den Jahren 1919 und 1920 über die Vererbung quantitativer Eigenschaften gerichtet.

Da ich Gelegenheit hatte, die Untersuchungen Johs. Schmidts aus erster Hand zu verfolgen, fühle ich mich durch Walthers Kritik zu den nachstehenden gegenkritischen Bemerkungen veranlaßt. Dabei möchte ich gleich hier mein Bedauern ausdrücken, daß diese Untersuchungen so sehr haben mißverstanden werden können, wie das bei Walther der Fall ist. Die Vererbung der quantitativen Eigenschaften ist sehr viel schwieriger zu untersuchen als die der qualitativen, um so mehr muß man sich über den ungewöhnlich gut gelungenen Versuch Schmidts freuen, mit Hilfe einer originellen Methode — diallele Kreuzung — die erblichen Verschiedenheiten vollkommen heterozygotischer Individuen zu messen. Mit Hilfe dieser Methode ist es gelungen, den erblichen Unterschied in bestimmten quantitativen Eigenschaften zweier Individuen von Fremdbefruchtern mit ganz der gleichen Genauigkeit zu bestimmen, wie z. B. den erblichen Unterschied in der Bohnengröße zweier reiner Bohnenlinien.

Walther kritisiert, daß Schmidt von der Voraussetzung ausgeht, daß Vater und Mutter den gleichen Einfluß auf die Nachkommenschaft ausüben. Daß diese Voraussetzung als allgemeingültige Hauptregel zulässig ist, bedarf wohl keiner Diskussion, und ich sehe keinen Grund, weshalb diese Regel nicht auch hier gelten sollte. Falls Walther Gründe anführen könnte, welche auch nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit die Unrichtigkeit dieser Voraussetzung in diesem speziellen Falle beweisen könnten, so hätte er damit herausrücken müssen, und nur solche Beweise hätten seine Einwände gegen diesen Punkt rechtfertigen können.

Da es somit eine allgemeingültige Hauptregel ist, daß reziproke Kreuzungen das gleiche Resultat ergeben —, daß ein väterlicher Genotyp (x) und ein mütterlicher Genotyp (a) gleich großen Einfluß auf die Nachkommen haben, kann man die Gleichung aufstellen $\frac{x+a}{2} = xa$, wobei xa den Mittelwert der genotypischen Werte einer großen Zahl von Nachkommen bezeichnet. Und vorausgesetzt, daß die äußeren Bedingungen, unter denen sowohl die Eltern wie die Nachkommen gezüchtet wurden, die gleichen waren, würde das gleiche auch für die phänotypischen Werte der Eltern und der Nachkommen gelten, außer es handelt sich um Eigenschaften mit diskreter Variation, wobei natürlich jedes einzelne Individuum seine ererbte Anlage nur ganz annäherungsweise verwirklichen kann.

Schmidt weist nun u. a. darauf hin, das zwei Lachsweibchen, deren jedes 58 Wirbel hat, einen bedeutenden Unterschied im Zeugungswert (generative Verschiedenheit) zeigen, „namentlich erweisen sich die beiden Weibchen e und d, die beide 58 Wirbel hatten, als wesentlich verschieden, insofern der Zeugungswert des einen 0,398 unter und der des andern 0,278 über 58 liegt (unter den gegebenen äußeren Verhältnissen)“ und Walther bemerkt hierzu: „Verfasser erkennt dabei, daß der persönliche Wert 58 bei diskreter Variation der Ausdruck für jeden Zeugungswert zwischen 57,5 und 58,5 sein muß . . .“

Wir kommen hier zum Kernpunkt der Sache! Zunächst hat Walther kein Recht zu postulieren, daß jeder Zeugungswert zwischen 57,5 und 58,5 phänotypisch sich in 58 Wirbeln ausdrücken muß. Walther weiß überhaupt nichts darüber, wie weit die Wirbelzahl durch äußere Einflüsse beeinflussbar ist. Theoretisch steht dem nicht das mindeste im Wege, daß zwei Individuen mit der gleichen Wirbelzahl noch größere Unterschiede im Zeugungswert aufweisen, vielleicht sogar im Betrage von 1,5 oder 2 Wirbeln Unterschied. — Zweitens aber, und das ist das wichtigste, ist in dem genannten Falle ein erblicher Unterschied von 0,676 Wirbeln nachgewiesen bei zwei phänotypisch ganz gleich beschaffenen Individuen, ein Unterschied, der sich geltend macht, einerlei mit welchen gemeinsamen Männchen die beiden Weibchen gepaart werden. Ich glaube, daß Walther wohl ein-

räumen muß, daß ein erblicher Unterschied zwischen den beiden Weibchen nachgewiesen ist und daß dieser Unterschied zahlenmäßig ausdrückbar ist. Wenn aber dies zutrifft, so frage ich Walther, ob er imstande ist, eine andere vielleicht bessere Methode anzugeben, mit deren Hilfe ein solcher quantitativer Unterschied im Zeugungswert bei heterozygotischen Individuen festgestellt werden kann? Wenn er dazu nicht imstande ist, müßte er sich deshalb mit mir über die schön übereinstimmenden Resultate der diallelen Kreuzung freuen, die auch für die Zukunft der praktischen Veredelungszüchtung für manche Organismen vielversprechend ist, wenn auch ihre praktische Anwendung für andere Organismen nicht durchführbar ist. Eine große Bedeutung kann die Methode gerade dadurch bekommen, daß sie einen Weg dazu zeigt, wie man beurteilen kann, wie groß die Einwirkung der Außeninflüsse ist im Vergleich zu der Einwirkung der erblichen Grundlage — bei heterozygotischen allogamen Organismen. Man wird also sozusagen instand gesetzt, für das einzelne Individuum den Abstand zwischen Genotyp und Phänotyp zu messen.

Walther schreibt S. 286: „Wenn wir zwei Tiere miteinander paaren, die sich in einer polyfaktoriellen, quantitativen Eigenschaft voneinander unterscheiden, so erhalten wir nach dem Schema in F_1 eine gleichförmige¹⁾ Nachkommenschaft mit Mittelwert zwischen beiden Eltern, in F_2 infolge der Aufspaltung eine ungleichförmige Nachkommenschaft, aber mit demselben Durchschnitt wie F_1 . Beide Generationen werden also von beiden Verfassern infolge gleicher Durchschnittswerte erblich gleich eingeschätzt. Daß das nicht zulässig ist, liegt auf der Hand. . . .“ Walther denkt hier an den erblichen Wert der einzelnen Nachkommen, der natürlich nicht in F_1 und F_2 identisch zu sein braucht, aber davon ist hier ja gar nicht die Rede. Schmidt spricht ausdrücklich nur von dem Durchschnittswert der Nachkommenschaft und zieht den Grad der Spaltung gar nicht in Betracht, der nur die Variationsweite beeinflußt. Einerlei ob die Versuchsindividuen in der betrachteten Eigenschaft nach dem mono-, di- oder polyfaktoriellen Schema spalten oder einerlei ob sie homozygotisch sind oder nicht, läßt sich die Berechnung in jedem Fall ausführen, wo wir es mit quantitativen Unterschieden zu tun haben, die nicht den Dominanzverhältnissen unterliegen. Etwas anderes ist es, daß der praktische Züchter, wenn er die Wahl zwischen zwei Zuchtindividuen mit gleichem Zeugungswert hat, vielleicht das am meisten spaltende Individuum auswählen wird, weil er dadurch die Möglichkeit einer wirkungsvollen Selektion in der nächsten Generation bekommt. Mit den der Vererbung zugrundeliegenden Faktoren selbst hat sich Schmidt, wie gesagt, noch nicht beschäftigt, aber die fortgesetzten Untersuchungen werden sicher

¹⁾ Von Walther gesperrt aber unrichtig, außer wenn Verfasser gleichzeitig zeigt, daß die beiden Individuen jeweils in Hinsicht auf die betrachteten Anlagen homozygotisch sind.

zu einer näheren Analyse der Art der Spaltung und des Wertes der Faktoren führen.

Auf S. 287 läßt sich Walther auf eine gänzlich verunglückte Kritik von Schmidts Berechnungsweise ein, indem er sagt, daß „durch eine unglückliche Verwechslung zweier Formeln ein Teil der Zahlen in allen drei Arbeiten mit Rechenfehlern behaftet ist. Verfasser ersetzt nämlich die Formeln xa ,

ya usw. durch die Formeln $\frac{x+a}{2}$, $\frac{y+a}{2}$ usw. . . . Infolgedessen erscheinen die Zahlen für die Differenzen im Zeugungswert zwischen zwei Vätern oder zwei Müttern in der Arbeit zu Unrecht verdoppelt“. x und y sind die Zeugungswerte zweier betrachteter Männchen, a der Zeugungswert eines gegebenen Weibchens. Schmidt setzt da mit vollem Recht $\frac{x+a}{2} = xa$,

$\frac{y+a}{2} = ya$, woraus leicht zu ersehen ist, daß $x - y = 2 (xa - ya)$.

Walther dagegen behauptet, daß dies ein Fehler sei, der Unterschied zwischen x und y sei nur halb so groß, also gleich $xa - ya$. Mit andern Worten ausgedrückt verfißt also Walther die Ansicht, daß, wenn ein Weibchen a zuerst Nachkommenschaft (xa) bekommt mit einem Männchen x und nachher eine Nachkommenschaft (ya) mit einem Männchen y , dann sei der generative Unterschied zwischen den beiden Vätern gleichzusetzen dem Unterschied zwischen dem Mittel der beiden Nachkommenschaften, vermutlich mit der grundfalschen Motivierung, daß die Mutter ja in beiden Fällen die gleiche ist und deshalb keine Rolle spielt. Das ist ein sehr unglücklicher Irrtum Walthers, denn natürlich hat auch die Mutter Einfluß auf die beiden Nachkommenschaften, indem sie sozusagen ihre Durchschnittswerte einander nähert, dadurch, daß beide sich dem Wert der Mutter nähern. — Schmidts Berechnung ist also vollkommen richtig.

Zum Schluß versucht Walther einen Angriff auf Johannsens heute geltende Definition einer „reinen Linie“ als „den Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen“, indem er die Ansicht vertritt, daß man auch bei Fremdbefruchtern müsse von reinen Linien sprechen können, z. B. von geschecktem Rindvieh, in der Weise, daß ein homozygotisch gescheckter Bestand in Hinsicht auf die Scheckung eine reine Linie genannt werden muß. Die Neger wären danach eine reine Linie in Hinsicht auf die schwarze Hautfarbe usw. Auch dieser Standpunkt zeigt eine merkwürdige Begriffsverwirrung. Wir haben gerade genug Ausdrücke zur Bezeichnung der Konstanz von Einzeleigenschaften, so z. B. „gescheckte Rinderrasse“, „konstant gescheckte Rinder“, „homozygotisch gescheckte Rinder“, „samenfester Typ“ (bei Pflanzen) usw. und brauchen deshalb den klassischen Begriff „reine Linie“ doch wirklich nicht zu mißbrauchen. Wenn Walther seine „reine Linie“ definieren will als den „Inbegriff aller Individuen, die aus der Ver-

einigung von zwei oder mehreren für die in Frage stehende Eigenschaft erblich gleich ausgestatteten und homozygotischen Keimzellen durch Weiterzucht in sich selbst hervorgegangen sind“, so ist das nicht bloß eine Definition ohne jede Berechtigung in Verbindung mit dem Begriff reine Linie, sondern sie offenbart auch einen anscheinend völligen Mangel entweder an biologischem Verständnis oder an logischem Denken. Individuen, welche aus der Vereinigung von zwei oder mehreren (sic) Keimzellen hervorgegangen sind, gehören nicht zur Tagesordnung, und gleich ausgestattete und homozygotische (sic) Keimzellen, von denen Walther nicht weniger als dreimal spricht — ein Druckfehler kommt also nicht in Frage — sind natürlich in sich selbst eine völlige Absurdität, welche freilich auch die vorher besprochenen Fehler verständlicher macht.

Carlsberg Laboratorium, Kopenhagen, 26. Januar 1921.

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

Die erste Mitgliederversammlung der Gesellschaft wird in den Tagen vom 3.—6. August in Berlin stattfinden. Es ist in Aussicht genommen, daß an diesen Tagen vormittags jeweils über eine wichtige Tagesfrage ein Sammelreferat erstattet wird, an das sich eine Aussprache anschließen soll. Die Nachmittage sollen für Einzelvorträge und Vorführungen frei gehalten werden. Eine große Zahl von Anmeldungen hierfür liegt bereits vor.

Ein ausführliches Programm wird den Mitgliedern später noch zugesandt und auch in den deutschen Fachzeitschriften veröffentlicht werden.

Baur.

Correns.

Goldschmidt.

Referate.

Lundborg, Prof. Dr. H. Hereditary transmission of genotypical deaf-mutism. Hereditas. Bd. 1. 1920. S. 36—40.

Der bekannte schwedische Rassenbiologe Lundborg, welcher im vorigen Jahre die Leitung des neu gegründeten Nobelinstitutes für Rassenbiologie übernommen hat, unterzieht in dieser Arbeit die Frage der Erbllichkeit der Taubstummheit an der Hand neuen schwedischen Materials von Bergh und älteren amerikanischen von Fay einer neuen Überprüfung. Lundborg kommt zu einer Bestätigung seiner früheren Annahme, daß die erbliche Taubstummheit sich rezessiv verhält. Es dürfte die Leser dieser Zeitschrift interessieren, daß in Fays Material 22 Familien vorkommen, in denen zwei taubstumme Eltern vier oder mehr ausschließlich taubstumme Kinder haben. Häufiger sind allerdings die Kinder zweier taubstummer Eltern normal, nämlich dann, wenn bei einem oder beiden Eltern die Taubstummheit erworben war. Außerdem könnte dieser Fall eintreten, wie Ref. hinzufügen möchte, wenn es etwa mehrere Arten rezessiver Taubstummheit geben sollte und wenn beide Eltern nicht dieselbe Art des Leidens hätten. Während man früher den Prozentsatz der angeborenen Taubstummheit gegenüber der später (durch Meningitis usw.) erworbenen auf 50% oder mehr annahm, hat Bergh nur 28% gefunden. Da seine Erhebung sich indessen nur auf einen begrenzten Bezirk in Schweden mit 383 Fällen erstreckt, möchte Ref. die Allgemeingültigkeit dieser Zahl nicht als sichergestellt betrachten. In anderen Gegenden kann es sich anders verhalten. Immerhin wird der Prozentsatz der erblich bedingten Taubstummheit vielleicht nur 25% betragen, da auch ein Teil der angeborenen Fälle durch Einwirkung äußerer Schädlichkeiten entsteht.

Lenz-München.

Bucura, Prof. Dr. C. Über Hämophilie beim Weibe. 92 S. Wien u. Leipzig 1920. Hölder.

Der Wiener Gynäkologe Bucura kommt in vorliegender Studie zu dem Schlusse, daß das Vorkommen echter Hämophilie im weiblichen Geschlecht bisher nicht sichergestellt ist. Bei den vielfach in der Literatur berichteten Fällen dürfte es sich um krankhafte Blutungen aus anderweitiger Ursache handeln. Bucura bestätigt damit die vom Ref. im Jahre 1912 ausgesprochene Ansicht, die sich allerdings nicht auf eigene gynäkologische Erfahrung, sondern nur auf kritisches Literaturstudium stützen konnte. Seit dem Abschluß der Arbeit von Bucura ist ein weiterer wesentlicher Fortschritt in dieser Frage zu verzeichnen, indem Glanzmann feststellen konnte, daß es eine von der echten Hämophilie verschiedene erbliche Anlage zu Blutungen

gibt, die im weiblichen Geschlecht nicht minder häufig als im männlichen ist und die er als „hereditäre, hämorrhagische Thrombasthenie“ bezeichnet. Was die Frage des Erbganges der echten Hämophilie betrifft, für die ich im Jahre 1912 noch zwei verschiedene Möglichkeiten offen lassen mußte, so halte ich heute den geschlechtsgebunden-rezessiven Erbgang für den wahrscheinlichsten, wie wir ihn z. B. von mehreren *Drosophila*-Mutanten und von der Rotgrünblindheit beim Menschen kennen. Zu einer endgültigen Bestätigung dieser Annahme bedürfte es des bisher noch ausstehenden Nachweises, daß ein Bluter seine krankhafte Anlage latent durch die Tochter weitergeben könne. Der Chirurg Schlössmann hat vor einiger Zeit kurz darüber berichtet; seine ausführliche Arbeit ist indessen noch nicht erschienen.

Lenz-München.

Mohr, O. L. u. Wriedt, Chr. A new type of hereditary brachyphalangy in man. 64 S. 7 Taf. Washington 1919.

Die Bedeutung dieser Arbeit aus dem Carnegie-Institut von Washington geht über den in der Überschrift genannten Gegenstand erheblich hinaus. Nach der kritischen Literaturübersicht sind bisher nicht weniger als acht verschiedene Typen erblicher Brachydaktylie beschrieben worden, wozu nunmehr ein neunter kommt. Gegenüber dem von Drinkwater gebrauchten Sammelnamen *Brachydaktylie* sprechen die Verf. mit dem deutschen Anatomen Pfützner von *Brachyphalangie*, wenn die Kürze der Finger nur auf abnormer Kürze der einzelnen Knochenglieder (Phalangen) beruht, dagegen mit Farabee von *Hypophalangie*, wenn gewisse Knochenglieder ganz fehlen, wie in dem von Farabee erforschten Stammbaum.

In den Fällen von Mohr und Wriedt handelt es sich um eine isolierte Verkümmernng des Mittelgliedes der Zeigefinger, während die Länge der anderen Fingerglieder und auch die Körperlänge nicht gestört befunden wurde. Die Anomalie konnte durch sechs Generationen verfolgt, in fünf Generationen durch photographische und in vier durch Röntgenaufnahmen festgehalten werden. Bei mehreren Familienmitgliedern war die Brachyphalangie besonders hochgradig: das mittlere Glied des Zeigefingers war hier nur in Form eines winzigen Knochenrudiments erhalten. Bei andern fiel die Anomalie äußerlich überhaupt nicht auf. Diese beiden verschiedenen Grade waren nach Angabe der Verf. durch keine Übergangsformen verbunden. Individuen mit der schweren Form stammten öfter von solchen mit der leichten Form ab und umgekehrt. Zur Erklärung nehmen die Verf. an, daß die Anlage zur Brachyphalangie, welche sich im ganzen in dem untersuchten Stammbaum ebenso wie bei den andern Arten von Brachydaktylie einfach dominant verhält, durch einen spezifischen Modifikationsfaktor verstärkt werden könne. Die Erscheinung, daß in einem Zweige des Stammbaumes der leichte, in einem andern der schwere Grad der Anomalie häufiger gefunden wurde, rühre daher, daß der spezifische Modifikationsfaktor in beiden Zweigen verschieden verteilt war. Zwei identische Zwillinge wiesen genau denselben Grad der Anomalie auf.

Da der leichtere Grad der Anomalie in einigen Fällen von den damit behafteten Individuen und ihren Angehörigen überhaupt nicht bemerkt worden war, war zunächst der Anschein eines Überspringens von Generationen entstanden, bis die Messung an der Hand der Röntgenaufnahmen auch in jenen Fällen eine deutliche Brachyphalangie ergab und die Lücke schloß. Die Verf. weisen darauf hin, daß auch bei anderen erblichen Leiden, von

denen in der Literatur ein Überspringen einzelner Generationen berichtet wird, die Sache ganz ähnlich liegen dürfte.

Von Bedeutung ist auch die Überlegung, daß wir die allermeisten jener krankhaften Erbanlagen, die wir als dominant anzusehen gewohnt sind, nur in ihrer heterozygoten Auswirkung kennen und daß diese bei homozygotem Auftreten möglicherweise ganz ungleich schwerere Zustände bedingen würden. So hätten sich von neun „dominanten“ *Drosophila*-Mutanten Morgans sechs im homozygoten Zustand als mit dem Leben unvereinbar gezeigt. Dann würde allerdings der Ausdruck „Dominanz“ eigentlich überhaupt nicht zutreffen, sondern es würde sich eher um intermediäres Verhalten im heterozygoten Zustande handeln.

Lenz-München.

Alverdes, F., Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Spermatozoen von *Cyclops* nach der Befruchtung. Arch. Entw.-Mech. Bd. 47. 1921. S. 375—398. 8 Textabbild.

Die Frage, ob der bei *Cyclops* während der ersten Furchungsstadien vorhandene, als „Gonomerie“ bezeichnete Doppelbau der Kerne tatsächlich Ausdruck einer Trennung von väterlichem und mütterlichem Kernanteil ist, mußte sich entscheiden lassen, wenn vor der Befruchtung jeweils eine der beiden zur Kopulation gebrachten Keimzellen durch äußeren Eingriff geschädigt wurde. Mit chemischen Mitteln ist bei *Cyclops* nichts auszurichten, da sich die Geschlechtsprodukte nicht isolieren lassen. Doch steht die Radiumbestrahlung als ein gut erprobtes (O., G. und P. Hertwig, Oppermann) und in vorliegendem Falle anwendbares Mittel zur Verfügung, Keimzellen einer Beeinflussung auszusetzen. Als Versuchsobjekt diente *Cyclops viridis*, dessen Spermatozoen mit 1 mg Radiumbromid bestrahlt wurden; und zwar wurden der Behandlung die geschlechtsreifen ♂♂ und damit auch die in ihren Spermatophorentaschen befindlichen Spermatophoren unterworfen. Die Versuche, die ♀ Keimzellen schädigend zu beeinflussen und dieselben darauf durch gesunde Spermatozoen befruchten zu lassen, mußten aufgegeben werden: denn wenn die ♀♀, welche Ovidukteier enthielten, längere Zeit hindurch bestrahlt wurden, so gelangten die betreffenden Eier nach Begattung dieser ♀ nicht mehr zur Ablage, sondern zerfielen in den Ovidukten.

Die Bestrahlungsdauer schwankte zwischen 10 Minuten und 13 Tagen. Bei den anfänglichen, kürzer dauernden Versuchen wurden die Tiere auf einen hohlgeschliffenen Objekträger mit soviel Wasser gebracht, daß sie noch gerade zu schwimmen vermochten. Das Radiumröhrchen wurde dann so gelegt, daß sich das Radiumbromid in 1 mm Entfernung von der Wasseroberfläche befand. In dieser Weise wurde eine Anzahl ♂♂ bis zu 22½ Stunden bestrahlt. Bei länger währendender Behandlung schien es dagegen rätlich, die Tiere unter natürlicheren Bedingungen zu halten, da möglicherweise der Aufenthalt in der sehr beschränkten Wassermenge auf die Dauer von schädlichem Einfluß ist. Es wurden daher bei späteren Versuchen die Tiere in ein 20 cm Wasser enthaltendes Glasgefäß gesetzt. Das Röhrchen erfuhr dann in der Mitte des Gefäßes eine senkrechte Aufstellung, wodurch das Radiumbromid in das Zentrum der Bodenfläche gelangte. Die Versuchstiere hatten Gelegenheit, frei in dem Gefäß herumzuschwimmen.

Bei Eiern, welche durch weniger als drei Tage lang bestrahlten Samen befruchtet worden waren, verlief die Furchung völlig normal. Nach Befruchtung der Eier mit länger bestrahltem Samen zeigte sich dagegen häufig

insofern eine Schädigung, als einer der in jedem Blastomer vorhandenen beiden Kernanteile Unregelmäßigkeiten zeigte: dieser abnorm sich verhaltende Kernanteil konnte nur das geschädigte väterliche Chromatin sein. Die Kopulation von Spermakern und Eikern vollzieht sich selbst nach 13-tägiger Bestrahlung des Samens völlig normal. Ebenso ist in den Prophasen der ersten Furchungsteilungen vielfach noch keine Schädigung des väterlichen Gonoms zu erkennen: die väterlichen Chromosomen besitzen oftmals die Fähigkeit, sich in normaler Weise herauszubilden. In anderen Fällen ist aber ein mehr oder minder großer Teil des väterlichen Chromatins hierzu nicht imstande und formiert dann neben den normal herausdifferenzierten Chromosomen einen regellosen Klumpen. In den Anaphasen wird eine vorhandene Radiumschädigung des väterlichen Chromatins stets dadurch offenbar, daß dasselbe größtenteils bewegungsunfähig ist: während die mütterlichen Chromosomen den beiden Polen zuwandern, bleibt ein Teil des väterlichen Gonoms liegen und wird zu langen Fäden ausgezogen, welche die beiden ♂ Halbkerne in ganz unregelmäßiger Weise untereinander verbinden. Vergleiche hierzu die Versuche von Teichmann, Kupelwieser, Baltzer, Herbst, O., G. und P. Hertwig und Oppermann, welche in der Richtung angestellt worden sind, daß eine Eizelle von einem mit dieser in irgend einer Beziehung nicht harmonisierenden Spermatozoon befruchtet wurde.

Bald nachdem bei den vorliegenden Versuchen mit *Cyclops* die Tochterkerne in Ruhe übergegangen sind, verschwinden die chromatischen Verbindungsstränge zwischen den beiden väterlichen Gonomen. Bei jeder Teilung wiederholt sich das Liegenbleiben von Chromatin, und solange der gonomere Zustand der Kerne andauert, läßt sich konstatieren, daß immer nur einer der beiden Halbkerne — der deshalb als der väterliche anzusehen ist — von den Abnormitäten des Teilungsverlaufes betroffen wird. Neben diesen Anomalien zeigten sich während mancher Versuche in den späteren Furchungsstadien noch weitergehende Unregelmäßigkeiten wie mehrkernige Zellen und Riesenzellen, mehrpolige Mitosen und Rieskerne. Nach über 8-tägiger Bestrahlung des Spermas ist kein Ei mehr imstande, sich normal zu entwickeln; dauerte die Radiumbehandlung 10 Tage und länger an, so war in den Eiern etwa vom 64-Zellenstadium an stets eine Anzahl toter Kerne nachzuweisen. Das Auftreten solcher Kerne findet ein Gegenstück in dem baldigen Absterben der ♀ Tage oder länger bestrahlten ♂♂, welche sämtlich am 13. resp. 14. Tage nach Beginn der Behandlung eingingen. Beide Vorkommnisse müssen als Ausdruck einer tiefgehenden, durch eine längere Radiumbestrahlung hervorgerufenen Beeinflussung aufgefaßt werden.

Autoreferat.

Haecker, V., Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre. Jena 1918. 181 Abb. X u. 344 S.

Haecker, V., Über die Ursachen regelmäßiger und unregelmäßiger Vererbung. 50. Flugschrift der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde. Berlin 1920. 20 S.

Haecker, V., Über weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der Mendelforschung. Pflügers Archiv. Bd. 181. 1920. S. 149—168.

Verf. strebt eine zwischenwissenschaftliche Synthese für die Gebiete der Entwicklungsgeschichte und der Vererbungslehre an. Die einzige theo-

retische Voraussetzung, von der dieselbe ausgeht, ist die kaum zu bezweifelnde Annahme, daß den erblichen Außeneigenschaften eines Organismus irgendeine im Keim gelegene Ursache als „Anlage“ zugrunde liegt, und die Überzeugung, daß nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege das Verhältnis zwischen Außeneigenschaften und Anlagen geklärt und auf diese Weise ein Ausweg aus den zahlreichen vererbungsgeschichtlichen Deutungsschwierigkeiten gewonnen werden kann. Eine Reihe von Spezialarbeiten wurden vom Verf. und seinen Mitarbeitern von diesen Gesichtspunkten aus bereits in Angriff genommen. In der gleichen Richtung führten auch schon andere Forscher wichtige Untersuchungen aus, und Ansätze zu solchen finden sich in größerer Anzahl in der Literatur zerstreut vor, so daß es der vorliegenden zusammenfassenden Darstellung bei nur wenigen vererbungsgeschichtlich interessanten Rassen- und Artmerkmalen an tatsächlichen Unterlagen gefehlt hat. Berührungspunkte ergaben sich mit Fragen der systematischen Rassenlehre und verwandter Gebiete, und so wird auch der Züchter, der Konstitutionsforscher und der Ethnologe ihm Interessierendes finden und an das Vorhandene anknüpfen können. Auch die Keime zu Folgerungen praktischer Art lassen sich schon jetzt da und dort deutlich erkennen.

Wenige Zweige der Biologie haben eine so rasche und glänzende Entwicklung erlebt, wie die durch die Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln ins Leben gerufene experimentelle Rassenanalyse; es wird sich aber niemand dem Eindruck verschließen können, daß zur Zeit wenigstens die Theorie der Mendel-Forschung auf einen toten Punkt gelangt ist; denn die Faktorenlehre vermag in einer immer größeren Anzahl von Fällen keine ausreichende Erklärung für die Kreuzungsergebnisse zu liefern. Um die zahlreichen, namentlich auf zoologischem Gebiete beobachteten Unregelmäßigkeiten mit ihr in Einklang zu bringen, wurde eine ganze Reihe von Hilfsannahmen ersonnen. Immer deutlicher tritt hervor, daß die bisherige rein experimentelle Methode, die Analyse und Synthese der Rassen auf dem Wege der Kreuzungen, in vielen Fällen nahe an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit gelangt ist und einer Ergänzung und Unterstützung durch neue Methoden bedarf.

Eine große Erschwerung für die Mendel-Forschung liegt darin, daß dieselbe bis jetzt mit zwei Größen arbeitet, die vorläufig nur logisch, nicht aber durch eine Kette von tatsächlichen Beobachtungen miteinander in Verbindung gebracht werden können: mit den sichtbaren, reifen Außeneigenschaften des fertigen Organismus und mit den unsichtbaren, hypothetischen, in den Keimzellen eingeschlossenen Anlagen oder Erbeinheiten. Wohl hat man jahrzehntelang versucht, die materielle Basis der Anlagen in Gestalt bestimmter Formelemente der Keimzellen ausfindig zu machen. Aber selbst wenn dies heute schon vollständig gelungen wäre, so wäre trotzdem zwischen den Außeneigenschaften und ihren Anlagen noch keine eigentliche Brücke hergestellt. Welcher Art die internen, zellgeschichtlichen Geschehnisse sind, welche den Vererbungserscheinungen vorstehen, ist auch dann noch in keiner Weise gesagt. Nur einen Weg kann es geben, um die eigentlichen Zusammenhänge zwischen Außeneigenschaften und Anlagen kennen zu lernen und in die Ursachen aller Regelmäßigkeiten und Unregelmäßigkeiten im Vererbungsverlauf tiefer einzudringen: es ist dies die rückläufige entwicklungsgeschichtliche Analyse der Außeneigenschaften.

Diese junge Forschungsrichtung, die Verf. schon früher als entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse (Phäno-genetik) bezeichnet hat, untersucht morphogenetisch und entwicklungs-

physiologisch die Entstehung der Außeneigenschaften des fertigen Organismus und sucht deren Wurzeln bis in möglichst frühe Entwicklungsstadien zurückzuverfolgen, indem sie Schritt für Schritt die während der Entwicklung wirksamen Zwischenprozesse und die vorübergehenden Zwischeneigenschaften untersucht. Auf dem Gebiete der Rassen- und Vererbungslehre geht sie aus von den fertigen Rassen- und Arteigenschaften: sie beginnt also mit einer möglichst genauen morphologisch, histologisch und chemisch-physiologisch durchgeführten Differentialdiagnose der verschiedenen Varianten derselben Außeneigenschaft und sucht diese bis zu den scheinbaren Gabelpunkten zurückzuverfolgen (bis zur Phänokrise oder phänokritischen Phase), d. h. bis zu denjenigen Stadien der Entwicklung, in welchen sich mit Hilfe der jetzigen Methoden erstmals eine Divergenz in der Entwicklung der Varianten beobachten läßt. Sie hofft, schließlich den wirklichen Gabelpunkt zu erreichen, mag nun die allgemein als Spaltung bezeichnete Gabelung der Entwicklungspotenzen in der Reifungsperiode oder in einem noch weiter zurückliegenden Stadium der Keimzellenentwicklung zu suchen sein. Das ideale Endziel der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse ist eine genaue Kenntnis der bisher durchaus hypothetischen Erbinheiten. Zunächst kommt es vor allem darauf an, den phänokritischen Vorgang zu ermitteln, d. h. denjenigen Entwicklungsprozeß, dessen wechselndes Verhalten die Gabelung und die Verschiedenheit der weiteren Entwicklung bedingt: sodann ist die eigentliche phänokritische Ursache der Rassendivergenz festzulegen.

Die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse reiht sich also als ein besonderes Kapitel der Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie an: ihre Aufgaben unterscheiden sich von den bisher vorzugsweise verfolgten Zielen dieser Wissenschaft darin, daß die neue Forschungsrichtung es durchweg mit ganz speziellen Art- und Rasseeigenschaften zu tun hat und nicht vom befruchteten Ei durch die Furchungsperiode hindurch nach vorwärts schreitet, sondern rückläufig von den fertigen Außeneigenschaften ausgeht. Sehr nahe berühren sich mit den Aufgaben der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse die letzten Ziele der pathogenetischen Konstitutionslehre, bei welcher es sich zunächst um den Nachweis der anatomischen und physiologischen Grundlagen der Konstitution handelt. Der Begriff der angeborenen Konstitution läßt sich auflösen in eine Summe von Plus- und Minusvarianten anatomischer und funktioneller Natur, so daß sich die Gesamtkonstitution als eine Summe von Teilkonstitutionen darstellt. Von Anschauungen dieser Art aus ist neuerdings die Bedeutung der embryologischen Konstitutionsforschung hervorgehoben und die Ausdehnung der Konstitutionsforschung auf die verschiedenen Rassen des Menschen gefordert worden: auf diese Weise würden die verschiedenen Rassentypen schärfer als bei den bisherigen Methoden hervortreten.

Unter den Einzelligen sind ein sehr günstiges Objekt für die vergleichende Erblchkeits- und Variationsforschung die Radiolarien: schon früher hat Verf. bei wiederholten Gelegenheiten gezeigt, daß bei diesen Formen speziell die Skelettvarianten und Anomalien mit Erfolg der entwicklungsgeschichtlichen Analyse unterworfen werden können, und daß es in vielen Fällen möglich ist, ihre Entstehung auf die Abänderung je eines intrazellulären Elementarprozesses, auf die Variabilität bestimmter Grundeigenschaften der Zelle zurückzuführen. Der rückläufige Weg von den Außeneigenschaften zu den Erbinheiten ist bei diesen Objekten natürlich unendlich viel kürzer als bei Vielzelligen.

Zu den Außeneigenschaften, welche am frühesten der entwicklungsgeschichtlichen Analyse unterworfen und zum Teil sogar schon mit Eigenschaften der Keimzellen selber in Verbindung gebracht worden sind, gehört die Körpergröße, besonders ihre als „Riesen“ und „Zwergwuchs“ bezeichneten Varianten. Größenverschiedenheiten als Ernährungsmodifikationen, als erbliche Geschlechts- und Rassenmerkmale und als Anomalien pathologischer Art lassen sich bei den verschiedensten Viel- und Einzelligen beobachten.

Mehr noch als die Körpergröße bildet ein anderes morphologisches Verhältnis einen dankbaren Gegenstand der entwicklungsgeschichtlichen Rassenanalyse: die in vielen bilateral gebauten Tiergruppen verbreitete Asymmetrie des ganzen Körpers oder einzelner seiner Teile. Besonders günstig ist hier für die Untersuchung, daß — im Gegensatz zur Größe mit ihrer weitgehenden Modifikabilität — im allgemeinen nur ein einziges, alternierendes Paar von Erscheinungsformen in Betracht kommt, so daß die Entwicklung in der Regel an irgendeinem Punkte vor ein eindeutiges Entweder Oder gestellt ist. Dadurch wird mindestens eine Voraufgabe der Analysen erleichtert, nämlich die Feststellung der scheinbaren Gabelung.

Haare und Federn spielen in der Rassen- und Vererbungslehre vor allem als Hauptträger der Farben eine wichtige Rolle. Aber auch viele andere Eigenschaften dieser Ektodermgebilde sind aus naheliegenden, in ihrer Augenfälligkeit und Zugänglichkeit gelegenen Gründen ein Lieblingsobjekt der experimentellen Erbllichkeitsforschung gewesen, und auch die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse hat hier bereits an verschiedenen Stellen einige Angriffspunkte gewonnen. Es kommen neben der Pigmentierung hauptsächlich die Länge, Struktur und allgemeine Form sowie die quantitativen und Anordnungsverhältnisse in Frage.

Die Farben der Tiere und Pflanzen haben von jeher die wichtigsten Kapitel der Erbllichkeitsforschung gebildet; auch ihre rassenanalytische Untersuchung hat bereits energisch eingesetzt. Alle pflanzlichen und ein großer Teil der tierischen Farben sind Pigmentfarben und auf den ersten Anblick scheint daher die Frage nach den Rassenunterschieden eine rein chemisch-physiologische zu sein. Der Rassenanalyse ist damit eine Reihe von eng zusammenhängenden Aufgaben gestellt. Erstens ist eine Analyse der natürlichen Pigmente zu versuchen. Zweitens ist zu ermitteln, inwieweit den Farbunterschieden der Rassen Verschiedenheiten in der chemischen Beschaffenheit oder in den Dichtigkeits- und Anordnungsverhältnissen der Pigmente zugrunde liegen, und ferner, welche Abänderungen in den Zwischeneigenschaften und Zwischenprozessen nachweisbar sind und inwieweit diese Abänderungen auf Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der lebenden Substanz selbst zurückgehen. Endlich sind alle diese Verhältnisse zu den hypothetischen Erbfaktoren der Experimentalforschung in Beziehung zu bringen und zu untersuchen, ob die Annahmen der Faktorenhypothese mit den Feststellungen und Anschauungen auf chemisch-physiologischem Gebiete in Einklang stehen. Bei zoologischen Objekten liegen die Verhältnisse besonders verwickelt, da hier zu den chemisch-physiologischen Aufgaben morphologisch-morphogenetische hinzutreten. Vor allem ist bei den Tieren die Pigmentbildung vielfach an besondere Zellen, die Pigmentzellen, gebunden und damit die Färbung zu einem großen Teil von der Entstehung, Teilungsenergie und Anordnung dieser Elemente abhängig; ferner beruhen viele Farbunterschiede nicht auf einer verschiedenen Farbe der Pigmentkörner, sondern auf ihren wechselnden Dichtigkeits- und Anordnungsverhältnissen.

nissen, und endlich kommen, besonders bei Vögeln, neben den Pigmentfarben vielfach physikalische oder Strukturfarben in Betracht, bei deren Entstehung die Pigmente gegenüber den morphologischen Verhältnissen eine weniger wichtige Rolle spielen.

Über die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der Wirbeltierzeichnung sind schon verschiedene Ansichten ausgesprochen worden, sowohl was die weißen Abzeichen und andere Formen der Weißbuntheit als auch die natürlichen Zeichnungsformen anbelangt. Bei den engen Beziehungen, in welchen die Pigmentbildung zum Blute zu stehen scheint, lag es vor allem nahe, die Zeichnung mit besonderen örtlichen Verhältnissen der Hauternährung in Zusammenhang zu bringen. Von mancher Seite wurde die Entwicklung der Zeichnung mit der Innervation der Haut und mit der Anordnung der zuerst erscheinenden Haargebilde in Verbindung gebracht. Nach Verf. liegt in allen diesen Hypothesen ein Stück Wahrheit, aber keine erlaubt eine Verallgemeinerung. Auch der Körpermetamerie braucht die Zeichnung nicht zu folgen; dort, wo die letztere sowohl wie die Hautbildungen eine regelmäßige, insbesondere eine rhythmische Anordnung aufweisen, klingt der Rhythmus beider keineswegs immer zusammen. Die Hautzeichnung der Wirbeltiere folgt also vielfach ihren eigenen Gesetzen, unbekümmert um die Metamerie. Es ist daher nach einem allgemeineren, übergeordneten Prinzip zu suchen, von welchem aus auch diejenigen besonderen Fälle eine Erklärung finden, in denen tatsächlich eine engere Beziehung zwischen Zeichnung und Metamerie besteht. Dieses allgemeine Prinzip ist nach Ansicht des Verf. das ausgesprochen rhythmische Wachstum flächenhafter Organe, verbunden mit rhythmischer Differenzierung, im vorliegenden Falle der Wachstums- und Teilungsrhythmus der Haut, der manchmal in Korrelation mit dem Wachstumsrhythmus der Körpermetamerie steht, manchmal aber in weitem Umfange autonom ist. Wenn ein Epithel oder sonst ein flächenhaftes Organ wächst, so kann von vornherein erwartet werden, daß eine gewisse regelmäßige Ordnung oder Folge in den Teilungsprozessen besteht. Das Wachstum kann dabei ein diffuses sein oder es kann wellenförmigen oder polycentrischen Charakter tragen. Zur entwicklungsgeschichtlichen Prüfung der Frage, ob tatsächlich der auf vergleichendem Wege erschlossene Zusammenhang zwischen Zeichnung und Hautwachstum besteht, zog Verf. die Axolotln heran. Es ließen sich hier Beziehungen zwischen Teilungsintensität der Epidermiszellen und Pigmentierung nachweisen.

Träger der Färbung und Zeichnung sind Epidermis und Cutis und die unter Beteiligung beider Gewebe, besonders der Epidermis, entstehenden Hautgebilde. Außer solchen wird eine Anzahl von Merkmalen besprochen, die sich ebenfalls auf peripher gelagerte Körperteile beziehen, die jedoch in stärkerem Maße als Haut, Haar- und Federkleid durch die Entwicklung, das Zusammenwirken und die Abänderungen mesenchymatischer Gewebe beeinflusst werden, nämlich die Anomalien der Extremitäten und des Schwanzes. Mit diesen Organen haben einige Bildungen des Kopfes: Kämme, Hörner und Geweihe die periphere Lagerung und den vorwiegend mesenchymatischen Charakter gemeinsam. Zu den in rassengeschichtlicher Hinsicht am meisten untersuchten Körperteilen gehört schließlich der Schädel der Haussäuger und des Menschen, von welchem beim letzteren der Gesichtstypus weitgehend abhängig ist. Den zahlreichen, vergleichend-morphologischen Arbeiten, die größtenteils von phylogenetischen Gesichtspunkten aus in Angriff genommen worden sind, stehen aber nur wenige entwicklungsgeschichtlich-eigenschaftsanalytische Untersuchungen gegenüber, und auch

diese sind bis jetzt, infolge der Verschlungenheit der ontogenetischen Einzelprozesse und korrelativen Beziehungen, kaum über das Stadium der tastenden Versuche und Anregungen hinausgekommen.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Rassen- und Artunterschiede ist trotz wichtiger Einzelergebnisse, welche jetzt schon bei einer recht großen Zahl von vererbungsgeschichtlich bedeutsamen Merkmalen gewonnen worden sind, nach Verf. erst in wenigen Richtungen so weit gefördert worden, daß es möglich ist, Gruppierungen vorzunehmen und Sätze allgemeiner Art abzuleiten. Es ist vor allem eine Begriffsscheidung, die jetzt schon ohne weiteres zulässig ist. Man kann Merkmale mit einfach-verursachter und frühzeitig autonomer Entwicklung solchen mit komplex-verursachter und durch mannigfache Korrelationen gebundener Entwicklung gegenüberstellen. Dabei sind natürlich die Ausdrücke „einfach“ und „komplex“ nur relativ zu nehmen. Der Begriff der „Merkmale mit komplex-verursachter Entwicklung“ deckt sich nicht oder nur zum Teil mit demjenigen der zusammengesetzten Merkmale (compound characters) Bateson, welche letztere bei Kreuzungen vielfach als Nova entstehen. Auch diese Merkmale beruhen auf dem Zusammenwirken mehrerer entwicklungsgeschichtlicher Faktoren, sie sind aber gegenüber den vom Verf. gemeinten Merkmalen mit komplex-verursachter Entwicklung dadurch gekennzeichnet, daß es gelingt, sie auf die Kombination von einfach mendelnden, bei der Keimzellenbildung rein spaltenden Faktoren zurückzuführen.

Verf. gelangt in seiner letzten Publikation zu folgender, gegen früher ein wenig abweichender Fassung einer entwicklungsgeschichtlichen Vererbungsregel: Merkmale mit einfach-verursachter, ausgesprochen autonomer Entwicklung weisen klare Spaltungsverhältnisse auf. Insbesondere kommen in Betracht morphologische Varianten, die durch Wachstumsabänderungen örtlich begrenzter Urzellengruppen bedingt sind, ferner extreme Ausbildungsstufen quantitativer Merkmale und physiologisch-chemische Eigenschaften, welche alle Körperzellen oder einen größeren Teil betreffen. Merkmale mit komplex-verursachter, durch Korrelation gebundener Entwicklung zeigen, wenn zwei Varianten durch Amphimixis zusammengeführt werden, größere oder kleinere Abweichungen vom Mendelschen Schema, unter anderem unregelmäßige Dominanz, ungewöhnliche — namentlich durch unreine Spaltung bedingte — Zahlenverhältnisse, Kreuzungsvariabilität, stärkere Wirkung der künstlichen Selektion und, im Fall es sich um eigentliche Anomalien mehr pathologischer Art handelt, fakultative Gleichzeitigkeit oder Alternanz mit anderen Anomalien. Die reine Dominanz scheint mit der einfach-verursachten Entwicklung in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang zu stehen.

Die medizinische Formulierung der Vererbungsregel lautet: Eine Krankheit zeigt eine regelmäßige Vererbungsweise, wenn sie auf ein Organ von stark ausgeprägter Minderwertigkeit lokalisiert ist und wenn die Organanomalie ihrerseits infolge einer einfach verursachten, frühzeitig autonomen Entwicklung einem regelmäßigen Vererbungsmodus folgt.

Ähnlich wie in der Konstitutionsforschung wird auch in der Völkerkunde durch den Ausbau der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse die Möglichkeit gewonnen, neue Fragen in Fluß zu bringen und alte ihrer Lösung näher zu führen. Trotz der Unvollständigkeit des anthropologischen Materials läßt sich die entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel auf dieses Gebiet übertragen und ihr vorläufig folgende Formulierung geben: Einfach verursachte, frühzeitig autonome Eigenschaften kehren bei

Mischvölkern durch viele Generationen hindurch in reiner Form wieder, auch dann, wenn die anfänglichen Träger, sei es innerhalb des Volkes selbst entstanden (autogene Mischung), sei es von Fremdvölkern übernommen (exogene Mischung) in erheblicher Minderzahl waren: komplex-verursachte Eigenschaften verlieren in Mischvölkern allmählich ihren ausgeprägten Charakter, auch wenn die anfänglichen Träger einen nach Anzahl und Machtverhältnissen beträchtlichen Volksbestandteil gebildet hatten.

Als eine der Aufgaben der Eigenschaftsanalyse ist es anzusehen, die Erscheinung der Pluripotenz auf ihre entwicklungsgeschichtlichen Ursachen zurückzuführen. Man wird zu letztgenanntem Begriff von zwei Tatsachengruppen aus geführt, nämlich einerseits von den Transversionen oder Überschlügen und andererseits von den Parallelvariationen. Unter Transversionen ist die Erscheinung zu verstehen, daß nicht selten scharf umgrenzte Charaktere, welche normalerweise zum Merkmalskomplex einer Spezies gehören, bei einer anderen, mehr oder weniger entfernten Spezies in aberrativer Weise auftreten. Die Pluripotenz wird definiert als die in jedem Organismus — nicht bloß in der Rasse und Art, sondern in jedem einzelnen Individuum — vorhandene virtuelle Fähigkeit, unter besonderen, die Lebensfähigkeit nicht berührenden Bedingungen bestimmte, vom Typischen abweichende Entwicklungsrichtungen einzuschlagen, also das Vorhandensein einer größeren, aber nicht unbegrenzten Zahl von Potenzen oder Entwicklungsmöglichkeiten als ein normaler, in der stofflichen, strukturellen Beschaffenheit des Artplasmas begründeter, aber großenteils vielen Spezies gemeinsamer Besitz.

Die Aufgabe der allgemeinen Eigenschaftsanalyse ist, vom Standpunkt der Pluripotenzhypothese aus betrachtet, eine äußerst umfassende geworden, da es sich nun nicht mehr allein um die spezielle Analyse einzelner, für die Rassen- und Vererbungslehre wichtiger Varianten von Außeneigenschaften und ihre Zurückverfolgung bis zu den scheinbaren Gabelpunkten handelt; vielmehr müssen jetzt sämtliche auf Grund des vorhandenen Potenzschatzes möglichen Außeneigenschaften Berücksichtigung finden.

F. Alverdes, Halle.

Just, G. Der Nachweis von Mendel-Zahlen bei Formen mit niedriger Nachkommenzahl. Eine empirische Prüfung der Geschwister- und Probandenmethode Weinbergs auf Grund von Kreuzungsversuchen mit *Drosophila ampelophila* Löw. I. Teil. Arch. mikr. Anat. Bd. 94. 1920. S. 604—652.

Die zu prüfende Frage wird von Verf. zunächst folgendermaßen formuliert: Geben die Geschwister- und die Probandenmethode bei Bearbeitung des entsprechend vorbereiteten Materials die gleiche Antwort auf die Frage nach dem vorliegenden Erbtyp, wie sie das Kreuzungsexperiment und das bei diesem gewonnene Gesamtmaterial gegeben hat? Da aber die Anwendbarkeit der Methoden stets an die Erfüllung bestimmter Bedingungen geknüpft ist, so wandelt sich die Frage sogleich folgendermaßen um: Kann mit der Erfüllung jener Bedingungen praktisch gerechnet werden? Und wie groß muß das Material dazu sein? Kann also ein der Erwartung entsprechendes Ergebnis der Berechnung nach Weinbergs Methoden als gesichert betrachtet werden und ebenso auch ein abweichendes Ergebnis?

Die Versuche für eine solche empirische Prüfung wurden in der Weise angestellt, daß ein F_2 -Material zu einer Zeit, wo die auf ihren Erbgang zu

untersuchenden Charaktere an den Individuen noch nicht oder doch nur in sehr wenigen Ausnahmefällen zu erkennen waren, in zahlreiche kleine Gruppen zerlegt wurde, die gesondert aufgezogen wurden. Diese Gruppen, die nur aus wenigen Individuen bestanden, waren als Gegenstücke zu kleinen Nachkommenschaften, etwa menschlichen Familien, gedacht, und gleichsam wie zur Bearbeitung menschlichen Familienmaterials sollten die Geschwister und die Probandenmethode auf diese künstlich hergestellten Familien angewendet werden.

Das Material, an dem die Untersuchung ausgeführt wurde, ist die in der Erblchkeitslehre bereits zur Berühmtheit gewordene *Drosophila ampelophila*. Als Ausgangsmaterial dienten zwei Reinkulturen, eine homozygot-rotäugige und eine weißäugige. Durch Kreuzung je eines homozygoten rotäugigen Weibchens mit einem weißäugigen Männchen wurden heterozygot-rotäugige F_1 -Fliegen gezüchtet. Von diesen wurden eine Anzahl von Paaren die Elterntiere für die F_2 -Generation, die die Grundlage der weiteren Untersuchung bildet. Insgesamt wurden 10 solcher F_2 -Geschwisterschaften gezogen. Da Weißäugigkeit sich einfachrezessiv gegenüber Rotäugigkeit verhält, so ist die Erwartung für die F_2 -Geschwisterschaften $\frac{3}{4}$ rotäugige und $\frac{1}{4}$ weißäugige Fliegen. Rückkreuzungen zwischen je einem heterozygot-rotäugigen Weibchen und einem weißäugigen Männchen lieferten ebenfalls 10 Geschwisterschaften. Für sie lautete die Erwartung: $\frac{1}{2}$ rotäugige und $\frac{1}{2}$ weißäugige Tiere.

Sobald eine größere Anzahl von Larven sich verpuppt hatte, wurde mit der Aussortierung der Puppen begonnen. Eine kleinere oder größere Anzahl der Puppen, in der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle zwischen 1 und 7 Stück, kam in einzelne teils kleinere, teils größere Gläserchen. Es war natürlich erforderlich, daß dieses Sortieren die einzelnen Individuen der „Familien“ rein zufällig zusammenbrachte. Nachdem in dieser Weise die überwiegende Mehrheit der Puppen aus den Zuchtgläsern entfernt und in die Einzelgläserchen verteilt worden war, blieb der Rest an Larven und später Puppen in den Gläsern, in denen somit in der Folge eine größere oder geringere Zahl von Fliegen schlüpfte. Diese wurden täglich herausgenommen. Waren es nur einige oder wenige Fliegen, so galten sie als eine Familie, sonst wurden dadurch Familien gebildet, daß von den in ein Glas geschütteten Fliegen eine gewisse Zahl zum Hinüberlaufen in ein anderes Glas veranlaßt wurde, oder es blieben auch alle Fliegen vorläufig zusammen, um später mit Hilfe einer zufälligen Auswahl in Familien aufgestellt zu werden. Die F_2 -Fliegen wurden auf ihre Augenfarbe, zum Teil auch auf ihr Geschlecht hin untersucht.

Betreff der Weinbergischen Geschwistermethode läßt sich zusammenfassend sagen, daß hier die Zufälligkeitsvoraussetzungen auch bei kleinem Material mit mehr oder weniger großer Genauigkeit erfüllt sein können; die Methode liefert dann entsprechend genaue Zahlen. Aber auch bei solch günstigem Ausgangsmaterial, wie dem vom Verf. bearbeiteten, können so starke Zufälligkeitsabweichungen auftreten, daß das Ergebnis der Methode, wenn es auch auf die tatsächlichen Zahlenverhältnisse hinweist, doch fraglich bleiben muß.

Hinsichtlich der Probandenmethode ist festzustellen, daß sich mit ihrer Hilfe ebenfalls schon bei verhältnismäßig kleinem Material Zahlenwerte von größter Genauigkeit ermitteln lassen, daß aber auch hier der Spielraum des Zufalls stets im Auge behalten werden muß; daher sind stärker abweichende Zahlen mit entsprechender Vorsicht zu beurteilen.

Verf. meint, hätte er sein Material nicht vollständig in Händen gehabt, sondern nur Teile daraus und diese vermindert um die rezessivenlosen Familien, so hätte man gleichwohl mit Weinbergs Methoden fast stets Mendel-Zahlen errechnet. Auch bei kleinem Material bleiben die beiden Methoden also anwendbar, nur wird man in der Deutung der Ergebnisse vorsichtig verfahren. Zahlen, die wegen ihrer zu großen Abweichung nicht als Bestätigungen der Mendel-Erwartung aufgefaßt werden können, wird man trotzdem nicht einfach als Gegenbeweise gegen das Vorliegen Mendelscher Zahlen ansehen, und man wird dabei nicht immer nach besonderen Gründen irgendwelcher Art für diese Zahlenabweichungen zu suchen brauchen, sondern darf mindestens mit gleichem Rechte von der Möglichkeit stärkerer Abweichungen innerhalb der Zufälligkeiten des Materialaufbaus und der Materialgewinnung sprechen, bis ein größeres Material eine Entscheidung solcher strittigen Fragen erlaubt.

All das Gesagte trifft nun natürlich nicht nur für den bisher ausschließlich behandelten Mendelfall $3:1 = 4$ zu, sondern ebenso auch für alle anderen Fälle Mendelscher Zahlen. Hier werden bei der Anwendung der Weinbergischen Methoden ebenfalls neben „guten“ Zahlen mehr oder weniger erhebliche Abweichungen vorkommen, die ein Urteil darüber, was für ein Zahlenverhältnis in Wahrheit vorliegt, manchmal sehr erschweren können. Noch einige weitere Verschleierungsumstände kommen bei der Erforschung von Vererbungs zahlen in Betracht: es sind dies die Zusammenhänge zwischen Anlageentfaltung und äußeren und inneren Bedingungen. Alles dies mahnt zu vorsichtiger Verwertung der mit Weinbergs Methoden ermittelten Zahlen, wie dies übrigens der letztgenannte Autor schon selbst mit den Worten ausgedrückt hat, daß man gut tue, auch da, wo scheinbar einfache monohybride Vererbungsregeln vorliegen, damit zu rechnen, daß sich bei weiterer Sammlung von Material kompliziertere Verhältnisse ergeben.

F. Alverdes, Halle.

Poll, H. Mischlingsstudien VIII. Pfaumischlinge, nebst einem Beitrag zur Kern-Erbträger-Lehre. Arch. Mikr. Anat. Bd. 94. 1920. S. 365 bis 458. Mit 5 Tafeln und 5 Textabb.

An Mischlingen zwischen Pfauhahn und Perlhenne sind, ehe die vorliegende Veröffentlichung erschien, nur vier Exemplare bekannt geworden. Die zwei vom Verf. untersuchten Tiere entstanden ebenso wie die von den anderen Autoren beschriebenen als reine Zufallserzeugnisse; unter erbrüteten Perlhuhnküken wurden jedesmal unerwarteterweise die Mischlinge entdeckt. Erst im Laufe der Entwicklung trat bei den Pollschen Individuen eine Ähnlichkeit mit den gleichaltrigen Jungpfauen zutage, eine Tatsache, die darum Bedeutung hat, weil die Haushahn \times Perlhuhn-Mischlinge ebenfalls in ihrer Jugend mehr dem Perlhuhn ähneln und erst später mehr eine Zwischenform annehmen.

Im Gefieder stimmen die beiden seinerzeit im Berliner Zoologischen Garten gehaltenen, dem Verf. zur Bearbeitung zugänglich gemachten Tiere fast völlig überein. Beide sind Männchen. Ihre Farbe ist satter als die der Pfauhenne: die Federn tragen die Wellenzeichnung des Pfauhahns im Jugendkleide. Es fehlen die Perlen des Perlhuhns ebenso wie die Augenflecken des Pfauhahns, aber auch das einfarbene Braun mit dem grünen Metallschimmer der Pfauhenne. Aus der Kreuzung zweier Buntvögel entsteht also ein Braunvogel.

Das Gefiedermuster der Pfau- \times -Perlhuhn-Mischlinge ist als Hemmungsbildung aufzufassen. Dasselbe blieb in einem Jugendstadium stecken, da unter der Herrschaft der beiden disharmonisierenden Richtungen keine der elterlichen Färbungen zur Entwicklung kam. Die Annahme ist also entbehrlich, die Kreuzung habe zu einem Rückschlage auf die alte Urhühner-Gefiederzeichnung geführt.

Die Stimme der Mischlinge hat nichts vom Pfauenruf noch vom Perlhuhngeschrei, sie erinnert an das Quietschen einer Türe. Dieselben fühlten sich mehr zu den Perlhühnern als zu den Pfauen hingezogen. Tretversuche wurden nie beobachtet; gelegentlich stellten sie die Schwanzdecken radförmig auf und ahmten damit einem Pfauhahn nach.

Bei histologischer Untersuchung bietet der Mischlingshoden ein von dem der Stammeltern grundverschiedenes Bild dar: sowohl Hodenröhren wie Zwischengewebe weichen nach Anordnung und Menge von dem Bau der Elternarten ab. Wohl besitzen beide Individuen Hodenabschnitte mit offenen, gut ausgebildeten Binnenräumen, das eine Individuum in erheblicherem Umfange, das andere nur recht vereinzelt. Dem letzteren mangeln weite Hohlräume fast gänzlich. Hiermit hängt dann die Unordnung und die Ungleichmäßigkeit des Wandbelages zusammen. Die Masse des Zwischengewebes übertrifft den Betrag beim Perlhahn um ein Beträchtliches und erst recht denjenigen beim Pfau.

In schroffem Gegensatz zu den wenigstens noch hodenähnlichen Bezirken stehen umfangreiche Gebiete, deren geradezu leberähnliches Aussehen auch nicht mehr im entferntesten an den Aufbau eines Hodens anklingt. Die Hodenschläuche büßen hier in zweierlei Weise ihren ursprünglichen Bau ein: einerseits durch Schrumpfen und Veröden, andererseits durch eine Art Aufplatzen, wobei Zwischenzellen und Hodenzellen in nächste Nachbarschaft geraten. Was die Keimzellen betrifft, so stellte sich heraus, daß den Mischlingen alle Zellenformen mangeln, die sich beim regelrechten Brunfthoden lichtungswärts an die Synzesiskerne anreihen. Für den Pfau- \times -Perlhuhn-Mischling bedeutet der Regel nach diese Stufe im Spermiozytenleben das Ende der Samenbildung. Von da ab erfüllen den Schlauchhohlraum nur noch entartete Gebilde: Chromatinklumpen in kugeligen oder unregelmäßigen Zellkörpern, nackte Chromatinmassen und mächtige Riesenzellen mit zehn und mehr zugrundegehenden Kernen. Es sind dieselben Verhältnisse, wie sie auch bei anderen Kreuzungen beschrieben werden. Der vorzeitige Abschluß der Samenbildung kennzeichnet den Pfau- \times -Perlhuhn-Mischling als einen Steironothus. Bezüglich der Frage, ob es sich um eine apomitotische oder eine monomitotische Entartung handelt, sind wir zunächst auf Vermutungen angewiesen. Verf. stellt seine Mischlinge vorläufig zu den monomitotischen Steironothien.

Trotz der insbesondere von Johannsen geäußerten Bedenken glaubt Verf. an der Anschauung festhalten zu sollen, man dürfe den Grad der Stammesverwandtschaft danach messen, wie bei Kreuzung jeweils die Gametenbildungsvorgänge erfolgen, und er führt dies für Pfau, Fasan, Perlhuhn und Haushuhn durch. Ref. möchte jedoch Johannsen beipflichten, welcher einen Schluß von genotypischer Ähnlichkeit auf genealogische Verwandtschaft für nicht zulässig erklärt. Denn auch nach Ansicht des Ref. können bei Kreuzung die in den zusammengeführten Keimzellen gelegenen Agentien entweder miteinander reagieren oder sie können dies nicht: mit dem Grad der systematischen Verwandtschaft haben solche Vorgänge aber nichts zu tun, sondern höchstens mit einer idealen Verwandtschaft. Vergleiche aus der

Chemie sind zu Begriffsscheidungen hierbei nicht dienlich, da es in derselben nur eine ideale, aber keine genealogische Verwandtschaft gibt.

Die färbbare Kernsubstanz kann bei Mischlingen als ein brauchbarer Indikator herangezogen werden, um die Verschiedenheit in der Zusammensetzung des Elternerbes festzustellen. Von solchen Gedankengängen aus versprechen planmäßige Untersuchungen dieser feineren Zellenvorgänge auch für die Theorie der Erbträger noch reiche Ernte. Das Höchstmaß des Erreichbaren wie der mindeste Anfangsgrad aller Störungen bei der Erbzellenbildung verdienen in dieser Hinsicht die gleiche Beachtung.

F. Alverdes, Halle.

Vogt, Basel. Vererbter Hydrophthalmus beim Kaninchen.

Demonstration von drei einjährigen Kaninchen (weißschwarzfleckig, Geschwister) alle mit beidseitigem, hochgradigem Hydrophthalmus.

Der Hydrophthalmus bestand schon vor $\frac{3}{4}$ Jahren, als die Kaninchen erworben wurden, und zwar angeblich von jung auf.

Die Kreuzung von zweien dieser Kaninchen ergab einen Wurf von im ganzen drei Stück, welche heute sämtlich beidseitigen hochgradigen Hydrophthalmus, zum Teil mit bandförmiger Keratitis der Lidspaltenzone, aufweisen (Demonstration). Der Hydrophthalmus dieser Tiere ist nicht ein angeborener, wenigstens trat er erst einige Wochen post partum in Erscheinung. Die anatomische Untersuchung steht noch aus. Autoreferat.

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XXVII. Band

Infolge eines drucktechnischen Versehens muss
die in Heft 2 der Zeitschrift beigelegte Tafel 5
in allen Teilen in Nummer 3 verwandelt werden.

Alle Rechte vorbehalten

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

Inhalt

I. Abhandlungen

	Seite
Christie, W., Die Vererbung gelbgestreifter Blattfarbe bei Hafer	134—141
Dürken, Bernhard, Korrelation und Artbegriff	27—47
Haase-Bessell, Gertraud, Digitalisstudien II. (Hierzu Tafel 1)	1—26
Lehmann, Ernst, Über die Selbststerilität von <i>Veronica syriaca</i> . II	161—177
Salfeld, Hans, Bemerkungen zu v. Bubnoff, Über einige grundlegende Prinzipien der paläontologischen Systematik	48—51
Schiemann, Elisabeth, Genetische Studien an Gerste. II. Zur Genetik der breitklappigen Gersten. (Hierzu Tafel 5)	104—133
Schnakenbeck, Werner, Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. II. Die Entstehung und das Schicksal der epidermalen Pigmentträger	178—226
Seiler, J. und Haniel, C. B., Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von <i>Lymantria monacha</i> L. (Mit 6 Textfiguren, 1 Tabelle und Tafel 2)	81—103

II. Kleinere Mitteilungen

Alverdes, Friedrich, Die Rolle einer „kumulierten Nachwirkung“ in der Stammesgeschichte. (Mit 5 Figuren)	52—65
Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. Bericht über die Gründung und die erste Jahresversammlung (3.—5. August 1921) — Satzungen — Verzeichnis der Mitglieder	229—280
Prell, Heinrich, Die Grenzen der Mendelschen Vererbung	65—75
Uphof, J. C. Th., Die Farbenfaktoren von <i>Eschscholtzia mexicana</i> Greene	227—229

Sammelreferat

Pease, M. S., Some Recent Works on <i>Avena</i>	142—146
---	---------

III. Referate

Alverdes, F., Rassen- und Artbildung (Autoreferat)	152
East, The Phenomenon of Self-Sterility (Lehmann)	147
East and Park, Studies on Selfsterility. I. The Behavior of self-sterile Plants (Lehmann)	147

	Seite
East and Park, II. Pollen-Tube Growth (Lehmann)	147
East, Intercrosses between self-sterile plants (Lehmann)	147
East, Studies on Selfsterility. III. The Relation between self-fertile and self-sterile Plants (Lehmann)	147
East, IV. Selective Fertilisation (Lehmann)	147
East, V. A Family of self-sterile Plants wholly cross-sterile inter se (Lehmann)	147
Fritsch, G., Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen (Alverdes)	80
Goldschmidt, Rich., 1920, Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. III. Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen (Seiler)	76
Goldschmidt, Rich., 1920, Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. II. Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygote ist (Seiler)	76
Roberts, E., Fluctuations in a recessive Mendelian character and selection (Alverdes)	78
Summer, F., Geographic variation and Mendelian inheritance (Alverdes)	79
Werber, E. J., Experimental studies on the origin of monsters. II. Regarding the morphogenesis of duplicities (Alverdes)	77

IV. Neue Literatur (1)—(55)

V. Verzeichnis der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind

Abel, O. 25.	Babcock, E. B. 34.
Adametz, L. 25.	Babcock, E. B. und Collins, J. L. 9.
Adkinson, J. 39.	Baker, F. C. 46.
Adloff, P. 51.	Baldwin, F. M. 16.
Agar 16.	Ball, E. D. and Alder, E. 37.
Åkerman, Å. 9.	Ballerstedt, M. 50.
Alfvén, A. 39.	Ballowitz, E. 31.
Almera, J. und Faura y Sans, M. 42.	Barker, E. E. 9.
Altenburg, E. and Muller, H. J. 16.	Baronlina 34.
Alverdes, F. 1. 16. 30.	Barrell, J. and others 2.
Anders, H. 1.	Barrus, M. F. 9.
Anderson, H. 1.	Bartsch, P. 46.
Andreo, J. 51.	Bassani, F. 49.
Andrée, K. 55.	Bassler, R. S. 42.
Andrews, C. W. 49. 51.	Bate, D. M. A. 48.
Annandale, N. 46.	Bateson, W. 2. 9.
Anonymus 1.	Bather, F. A. 41. 44.
Anthony, R. D. 9.	Battaglia, R. 42.
Antonius, H. O. 51.	Bauer, J. 2. 39.
Arai, H. 30.	Baumann, E. 34.
Arendsen Hein, S. 16.	Baur, E. 2. 34. 39.
Armbruster, L. 2.	Bayer, E. und Petrhok, J. 54.
Atkinson, G. F. 9.	Bayou, H. 28. 39.

- Beck, R. 54.
 Becker, J. 9.
 Becker, W. H. 23.
 Behm, H. W. 53.
 Bell, A. G. 39.
 Benda, C. 34.
 Bemmelen, J. F. van 2. 23.
 Berg, S. O. 34.
 Bergman, E. 2.
 Berry, E. W. 2. 24. 41. 54.
 Bertrand, P. 54.
 Bows, J. W. 24.
 Bierens de Haan, J. A. und Przibram, H. 16.
 Bilski, F. 31.
 Bischoff, H. 47.
 Bisect, P. 9.
 Bishop, G. 25.
 Blackburn, K. and Harrison, S. W. H. 29.
 Blakeslee, A. F. 9.
 Blakeslee, A. F., Belling, J. and Farnham, M. E. 9. 29.
 Blaringham, L. 9.
 Bliss, A. T. 9.
 Boas, F. 23.
 Boeker, E. 16.
 Boman, E. 53.
 Böös, G. 29.
 Boring, E. G. 2.
 Boring, A. M. and Morgan, T. H. 16.
 Boring, A. M. and Pearl 16.
 Böse, E. 46.
 Boveri-Boner, Y. 25.
 Bowen, R. H. 31.
 Bowman, H. H. M. 34.
 Branford, R. 37.
 Branson, E. B. 42.
 Bredemann, G. 35.
 Bridges, C. B. 2. 16.
 Brill, R. 46.
 Broili, F. 48.
 Broman, J. 2. 26. 34.
 Broom, R. 50.
 Browman, J. 28.
 Brown, T. W. 9.
 Brunsgaard, E. 23.
 Buchholz, J. T. 25.
 Buckman, S. S. 47.
 Bückmann, J. 31.
 Bühler, K. 2. 28.
 Burch, D. S. 37.
 Burgeff, H. 10.
 Burger, C. F. 9.
 Burlet, H. de und Raiter, H. de 31.
 Bush-Brown, H. K. 37.
 Bütschli, O. 2.
 Bujard, E. 31.
 Calman, W. T. 47.
 Camek, J. 16.
 Cameron, J. 28.
 Canu, F. und Bassler, R. S. 45.
 Caron-Eldingen, v. 2.
 Carpentier, A. und Depape, G. 54.
 Carruthers, R. G. 43.
 Carter, T. J. 26.
 Castle, W. E. 2. 16.
 Chamberlain, C. J. 10. 25.
 Chaney, R. W. 54.
 Chapman, F. 43. 49.
 Charlton, H. H. 31.
 Child, C. M. 16.
 Clarke, J. M. 47.
 Cobb, F. and Bartlett, M. H. 10.
 Cobbold, E. S. 47.
 Cockerell, T. D. A. 10.
 Cole, L. J. 17.
 Coleman, A. P. 41.
 Collins, E. J. 10. 35.
 Collins, G. N. 10.
 Collins, G. N. and Kempton, J. H. 10. 35.
 Conners, C. H. 10.
 Correus, C. 10.
 Costerus, J. C. and Smith, J. J. 25.
 Coulter, M. C. 2.
 Coupin, F. 26.
 Coville, F. V. 35.
 Cowdry, N. H. 29.
 Crandall, C. S. 35.
 Crane, M. B. 35.
 Crozier, W. J. 17.
 Curtis, K. M. 35.
 Cushman, J. A. 43.

- Dahl, F. 2. 26.
 Dahlgren, K. V. O. 10.
 Daiber, M. 26.
 Daleq, A. 31.
 Darrow, G. M. 25.
 Davenport, C. B. 2. 23.
 Dawson, J. A. 17.
 Deane, W. and Fernald, M. L. 35.
 Demoll, R. 2. 26.
 De Stefani, C. 44.
 Detjen, F. A. 10.
 Detjen, L. R. 35.
 Detlefsen, J. A. 17. 37.
 Detlefsen, J. A. and Carmichael, W. J. 17.
 Detlefsen, J. A. and Roberts, E. 17.
 Dietrich, W. O. 44. 52.
 Dinkel, H. 49.
 Dixon, R. B. 28.
 Dollé, L. 44.
 Downey, J. E. 39.
 Dubois, E. 53.
 Duerden, J. E. 17.
 Dunbar, C. O. 42. 45.
 Dunn, L. C. 48.
 Dürken, B. 3. 17.
 Durst, C. E. 35.
 East, E. M. 3.
 East, E. M. and Jones, D. J. 10. 35. 37.
 Edgerton, C. W. 10.
 Edin, A. 39.
 Eggeling, H. v. 26. 28.
 Elderton, E. M. 39.
 Ellinger, T. 3.
 Engledow, F. L. 10. 11.
 Emberger, L. 29.
 Embody, C. C. 10.
 Emerson, R. A. 10.
 d'Erasmio, G. 49.
 Eriksen, A. 39.
 Ernst, A. 3. 11.
 Etheridge, R. jun. 47.
 Euren, H. F. 38.
 Eyster, W. H. 11.
 Fabiani, R. 52.
 Federley, H. 17. 23. 31. 40.
 Fehlinger, H. 40.
 Feige, 3. 26.
 Feytaud, J. 26.
 Fick, R. 3.
 Firbas, H. 11.
 Firket, J. 26. 31.
 Fischer, E. 11. 28.
 Fischer, H. 25.
 Fischer, M. H. 40.
 Fischer, P. J. 42.
 Fischer, W. 25.
 Fleischer, B. 23.
 Fleischmann, R. 35.
 Flüggen, L. 40.
 Folsom, D. 11.
 Frankhauser, K. 3.
 Franz, V. 3.
 Frateur, J. L. 3. 17.
 Frenguelli, J. 49. 52.
 Frentzen, K. 54.
 Frets, G. P. 3.
 Friedenthal, H. 34.
 Frimmel, F. 11.
 Frunwirth, C. 35.
 Fuchs, H. 26.
 Funkquist, H. 17.
 Gager, C. S. 3.
 Gaines, E. F. 35.
 Galloway, B. T. 35.
 Gates, R. R. 19.
 Gernert, W. R. 11.
 Geysenheyner, L. 11.
 Ghigi, A. 17.
 Gidley, J. W. 52.
 Gladstone, R. J. and Wakeley, C. P. G. 17.
 Glaser, O. 23.
 Goette, A. 3.
 Goetsch, W. 26.
 Goldschmidt, R. 3. 17. 18. 31.
 Goodale, H. D. 26. 31.
 Goodman, C. W. 35.
 Goodspeed, T. H. and Crane, M. P. 29.
 Gothan, W. 54.
 Gough, G. C. 35.
 Gowen, W. 18. 35. 38.

- Graevenitz, L. v. † 11.
 Graf, J. 11.
 Grantham, A. E. 11.
 Green, S. N. und Humbert, J. G. 11.
 Grier, N. M. 11.
 Gross, K. 23.
 Gruenewald, J. 28.
 Gunthrop, H., 26.
 Guyer, M. F. 26.
 Guyer, M. F. and Smith, E. A. 18.
 Hadley, P. and Caldwell, W. 18.
 Haecker, V. 3.
 Haempel, O. 18.
 Hagedorn-La Brand, A. C. and Hagedorn, A. L. 3. 4.
 Hammarlund, C. 11.
 Hammond, T. 38.
 Haniel, C. 18.
 Hansen, J. 38.
 Hansen, W. 35.
 Hanson, F. B. 26.
 Harlan, H. V. and Hayes, H. K. 11.
 Harland, S. C. 11. 12.
 Harrison, J. W. H. 29.
 Harms, W. 4. 26.
 Harper, R. A. 12.
 Hart, C. 4.
 Hartman, C. G. 18.
 Hartman, M. T. 31.
 Hartmann, A. 18.
 Hartmann, M. 4.
 Hauser, W. 18.
 Hawkins, H. L. 45.
 Hay, O. P. 42. 49. 52.
 Hayasaka, J. 44.
 Hayek, H. v. 40.
 Hayes, H. K. 12.
 Hayes, H. K., Parker, J. H. and Kurtzweil, C. 35.
 Hede, J. E. 42.
 Hegner, R. W. 31.
 Heilbrunn, L. V. 31.
 Hein, S. A. A. 18.
 Henderson, J. B. und Bartsch, P. 46.
 Hennig, E. 47.
 Heusen, V. 4.
 Heribert-Nilsson, N. 4. 12. 36.
 Heritsch, F. 44.
 Herrick, C. J. 4.
 Hertwig, G. 4.
 Hertwig, P. 32.
 Hescheler, K. 42.
 Hesse, H. 18.
 Heuseler 38.
 Heuster, C. 36.
 Heymons, R. 27.
 Hilbert, R. 54.
 Hildebrandt, K. 4.
 Hildén, K. 23.
 Hilsen, G. R. and Parnell, F. R. 4.
 Hilzheimer, M. 4.
 Hirmer, M. 29.
 Hirschler, J. 18.
 Hoepen, E. C. N. van 50.
 Hoffmann, G. v. 40.
 Hofsten, N. v. 4.
 Hogben, L. T. 27. 32.
 Holmgren, J. 29.
 Holtedahl, O. 54.
 Honing, J. A. 4. 12. 36.
 Howell, J. v. 42.
 Hrdlicka, A. 28.
 Huene, F. von 50.
 Huff 38.
 Hultkrautz, J. V. and Bergmann, E. 40.
 Hume, A. N. 36. 38.
 Humphrey, S. K. 4. 40.
 Huntington, E. 27. 40.
 Hurlin, R. G. 23.
 Hutcheson, T. B. and Wolfe, T. K. 12.
 Huxley, J. S. 18.
 Ibsen, H. L. 18.
 Ibsen, H. L. and Steigleder, E. 18.
 Inglis, R. and Mackenzie, T. 38.
 Iwasaki, Ch. 54.
 Jablonski, W. 23.
 Jackson, J. W., Brade-Birks, H. K. und Brade-Birks, S. G. 47.
 Jackson, S. 12.
 Jackson, S. and Sutton, A. W. 12.
 Jacobshagen 27.

- Jaeckel, O. 47.
 Jagger, J. C. 12.
 Jakovlev, N. N. 49.
 Janzen, E. and Broekman, J. 23.
 Jeffrey, E. C. 4.
 Jensen, E. 36.
 Johnson, C. W. 27.
 Jollos, V. 18.
 Jones, D. F. 12.
 Jones, J. M. 38.
 Jones, L. R. 12.
 Jones, S. V. H. and Rouse, J. E. 19.
 Jordan, D. S. 27. 49.
 Jordan, H. J. 4.
 Jørgensen 36.

 Kajanus, B. 12.
 Kalis, K. P. 4.
 Kappert, H. 12.
 Karplus, J. 19. 24.
 Kandern, W. 52.
 Keith, A. 53.
 Kelly, J, P. 12.
 Kempton, J. H. 12.
 Kent, O. B. 38.
 Kew, W. S. W. 42.
 Key, W. E. 40.
 Kezer, A. and Boyack, B. 4.
 Kiaer, Joh. 49.
 Kidd, Walter 4.
 Kihara, H. 29. 30.
 Kilian, K. 12.
 Kingsbury, B. F. 27.
 Kirkham, W. B. 32.
 Klaatsch, H. 4.
 Klähn, H. 4. 41.
 Klatt, B. 19.
 Kleine, R. 12.
 Klinghardt, F. 46.
 Klouček, C. 48.
 Knowlton, F. H. 54.
 Kohn, A. 32.
 Kooiman, H. N. 12.
 Krafka jr., J. 19.
 Krieg, H. 19.
 Kristoffersson, K. B. 4. 12.
 Kronacher, C. 5. 38.

 Krüger, P. 19. 32.
 Krystofowitsch, A. 54.
 Kurek, C. 42. 50.
 Kuntz, A. 32.
 Küpfer, M. 27.
 Kuschakewitsch, S. 32.

 Lakon, G. 5. 12.
 Lambs, L. M. 50.
 Lamon, A. M. 38.
 Lang, W. D. 44.
 Larsen, K. 40.
 Larsson, R. 5.
 Laughlin, H. H. 5. 24. 40.
 Leake, H. and Pershad, B. 13.
 Learmonth, J. 28.
 Lebedinsky, N. 19. 27.
 Lécaillon 32.
 Leche, W. 52.
 Lee, A. B. 30. 32.
 Lee, H. Atherton and Scott, L. B. 36.
 Leidhold, Cl. 45.
 Leidig 24.
 Leighty, C. E. 13.
 Lehmann, E. 5.
 Lenhossek, M. v. 28.
 Lenz, F. 5. 13. 24.
 Levine, C. O. 38.
 Lewin, K. 5.
 Lewis, H. R. 38.
 Lieske, R. 13.
 Lillie, F. R. 32.
 Lindhard, E. 5.
 Lindstrom, E. W. 13.
 Lineback, P. E. 19.
 Lippincott, W. A. 27. 38.
 Lisi, L. de 32.
 Little, C. 5. 19. 27. 53.
 L. J. C. 36.
 Ljung, E. W. 36.
 Loeb, L. 5. 19.
 Lotsy, J. P. 13. 19.
 Lubosch, W. 5.
 Lull, R. S. 50. 52.
 Lundborg, H. 24. 40.
 Lundborg, H. and Rumström, J. 24.

- Macbride, E. W. 5.
 MacDowell, E. C. 19.
 MacDowell, E. E., Vicari, E. M. 19.
 MacInnes, L. T. 38.
 MacNeilage, A. 38.
 Maillieux, E. 43. 45. 46. 48.
 Mangold, O. 19.
 Mann, H. H. 13.
 Marchal, E. 30.
 Marcus, H. 27. 34.
 Mars, J. E. 45.
 Matthew, W. D. 5. 52.
 Matthews, J. R. 36.
 Maurer, F. 5.
 McCandlish, A. C. 39.
 McEvoy, L. D. 5. 6.
 McEwen, R. S. 27.
 McLearn, F. H. 43. 48.
 Meffert, F. 6.
 Mellin, G. 40.
 Metcalf, M. M. 27.
 Metz, C. W. 6. 19.
 Metz, C. W. and Nonidez, J. F. 27. 32.
 Meunissier, H. 13.
 Meyer, A. 6.
 Michael, E. L. 6.
 Miller, G. S. 6.
 Minoura, T. 19. 32.
 Miyake, C. 6.
 Miyazawa, B. 13.
 Mjoen, J. A. 40.
 Mohr, O. L. 40.
 Mol, W. E. de 6. 13. 30.
 Molisch, H. 25.
 Mollison, T. 6. 28.
 Molz, E. 20.
 Moodie, Roy L. 55.
 Moore, C. R. 20. 32.
 Moore, R. A. and Graber, L. F. 36.
 Morellet, L. und J. 44.
 Morgan, T. H. 6. 20.
 Morgau, T. H., Sturtevant, A. H. and
 Bridges, C. B. 6.
 Muckermann, H. 40.
 Muller, H. J. 20.
 Murphy, L. 39.
 Musper, Fr. 43.
 Nachtsheim, H. 6.
 Nakahara, W. 6.
 National Birth Rate Commission 40.
 Naville, F. 40.
 Ness, H. 13.
 Neuweiler, E. 55.
 Newman, H. H. 20. 24. 32.
 Nielsen, K. B. 43.
 Nilsson-Ehle, H. 6. 13.
 Nonidez, J. F. 33.
 Nopesa, Fr. 50.
 Norris, H. W. and Sally, P. H. 27.
 Northrop, J. H. 20.
 Novak, J. 34.
 Oberstein, O. 13.
 Oehlkers, F. 13.
 Ogushi, K. 27.
 O'Neal, C. N. 30.
 Onslow, H. 20.
 Oppenheim, P. 44.
 Orenstein, M. 28.
 Ortmann, A. E. 27.
 Orton, T. H. 20.
 Osborn, H. F. and Mook, C. C. 50.
 Overeem, C. van 30.
 Palm, B. 30.
 Pap, E. 20.
 Papp, S. 46.
 Parker, A. S. 6.
 Parker, J. H. 13.
 Parmenter, C. L. 33.
 Paulsen, J. 29.
 Payne, F. 20.
 Pearl, R. 39. 41.
 Pearson, K. 6. 20. 29.
 Pearson, K. and Young, A. W. 6.
 Peltier, G. L. 14.
 Peltier, G. L. and Frederich, W. J. 14.
 Pennypacker, J. Y. 14.
 Peter, K. 6.
 Peter, W. 6.
 Péterfi, T. 7.
 Petersen, Chr. 7.
 Petersen, H. 7. 20.
 Petersen, H. E. 25.

- Petronievics, Br. 51.
 Petronievics, Br. und Woodwardt, A. Sm. 51.
 Peyer, B. 42.
 Pézard, A. 7. 20.
 Pfizenmayer, E. W. 20.
 Philiptschenko, J. 7. 20. 21. 33.
 Pia, J., 44. 55.
 Plate, L. 27.
 Plough, H. H. 21.
 Poenicke, W. 36.
 Pontier, G. 52.
 Potonié, R. 55.
 Prell, H. 7. 47.
 Price, W. A. 45.
 Procházka, J. Sv. 55.
 Pruvost, P. 48.
 Przi Bram, H. 7. 21. 33.
 Punnett, R. C. 21.
 Rabaud, E. 21.
 Rademacher, C. 53.
 Ramström, M. 24.
 Rasmuson, H. 14.
 Raum, H. 14.
 Rauther, M. 7.
 Raymond, P. E. 48.
 Reck, H. und Dietrich, W. O. 43.
 Reddick, D. und Stewart, V. B. 14.
 Reed, H. D. 51.
 Reed, L. J. 7.
 Regineck, H. 46.
 Reighard, J. 28.
 Remane, A. 52.
 Renner, O. und Kupper, W. 14.
 Richards, M. H. 21.
 Richardson, C. W. 14.
 Richardson, L. und Thaker, A. G. 44.
 Richey, F. D. 36.
 Richter, R. 48.
 Richter, R. und E. 45.
 Ritter, G. 7.
 Ritzman, E. G. 39.
 Roberts, E. 21.
 Roberts, H. F. 7. 14.
 Robertson, E. 39.
 Robertson, W. R. B. 21.
 Robinson, W. J. 44.
 Roemer, Th. 36.
 Rogers, J. 49.
 Romeis, B. 7. 21.
 Romeis, B. und Dobkiewicz, L. v. 21.
 Ronchadzé, J. 47.
 Rosenberg, O. 7. 30.
 Rosenkrantz, A. 43.
 Rovereto, C. 49.
 Ruedemann, R. 48.
 Rüger, L. 47.
 Russo, A. 33.
 Saffr, S. R. 21.
 Sakamura, T. 30.
 Salaman, R. N. 30.
 Salfeld, H. 47.
 Saunders, E. R. 7. 14. 25. 36.
 Schallmayer, W. 41.
 Scharnagel, Th. 36.
 Schauman, O. 41.
 Schaxel, J., 7. 21.
 Schaffnit, E. 36.
 Schiefferdecker, P. 29.
 Schiemann, E. 14.
 Schitz, V. 23.
 Schleip, W. 21.
 Schmidt, J. 21. 22.
 Schmincke, A. und Romeis, B. 33.
 Schrader, F. 33.
 Schröder, R. 45.
 Schubert, R. 43.
 Schuchert, C. 44. 45.
 Schultz, J. 7.
 Schultz, W. 22.
 Schulz, Fr. 47.
 Scott, D. H. 55.
 Semon, R. † 7.
 Seiler, J. 33.
 Sera, G. E. 52.
 Sergi, G. 53.
 Setchell, W. A., Goodspeed, T. H. and Clausen, R. E. 14.
 Seward, Cl. C. 55.
 Seward, Cl. C. und Sahni, B. 55.
 Shaffer, E. L. 33.
 Shamel, A. D. 14. 30. 36.

- Shamel, A. D. and Pomeroy, C. S. 14
 Sharp, L. W. 30.
 Shore-Batley, W. 22.
 Shull, A. F. 22.
 Shull, G. H. 45.
 Siemens, H. W. 7. 24. 41
 Siperstein, D. M. 33.
 Slocum, A. W. 48.
 Slye, M. 22.
 Slye, M., Holmes, H. F. and Wells, H. G. 39.
 Smith, K. 8.
 Snell, K. 36. 37.
 Soergel, W. 8. 52.
 Sommer, P. 41.
 Spath, L. T. 47.
 Spitzer, A. 28.
 Spöttel, W. und T. 39.
 Spragg, F. A. 25.
 Stakman, E. C., Piemeisel, F. J. and Leonie, M. N. 25
 Stargardt, K. 24.
 Stechöw, E. 44.
 Stefanini, G. 43.
 Stehlin, H. G. 52.
 Steiner, H. 28.
 Steinmann, G. 8. 29.
 Stieler, C. 47.
 Stieve, H. 8. 22. 29. 33.
 Stockard, C. R. 22.
 Stockard, C. R. and Papanicolaou, G. N. 22.
 Stolley, E. 47.
 Stolyhwo, K. 53.
 Stopes, M. C. 55.
 Stout, A. B. 15. 37.
 Strauß, H. 24.
 Stromer, E. 42.
 Strong, L. C. 22.
 Struck, B. 24.
 Study, E. 8.
 Sturtevant, A. H. 22. 33
 Suessenguth, K. 25.
 Sullivan, L. R. 29.
 Sumner, F. B. 22.
 Sutton, A. W. 15.
 Swingle, W. W. 34.
 Swinnerton, H. H. 48
 Sylvén, N. 15.
 Tahara, M. 30.
 Tammes, T. 37.
 Taylor, G. M. 15.
 Tedin, H. 37.
 Teilhard de Chardin, P. 52
 Tendeloo, N. Ph. 8
 Tennent, D. H. 34.
 Tesch, P. 45.
 Thellung, A. 8.
 Thomson, J. A. S. 45.
 Thorpe, M. R. 52.
 Tillyard, H. J. 48.
 Tjebbes, K. en Koolman, H. N. 15.
 Toldt jr., K. 22.
 Tornau 15. 37.
 Trachtenberg, H. L. 22.
 Trechmann, Ch. T. 55.
 Trechmann, C. T. und Woolacott, D. 43.
 Trelease, W. 8.
 Troxel, E. L. 52. 53.
 Tschermak, E. 15.
 Ubisch, G. v. 15
 Uexküll, J. v. 8
 Valteau, W. D. 25.
 Vaughan, Th. W. 44
 Vaughan, V. C. 41.
 Vavilow, N. J. 8. 15. 37.
 Vavilow, N. J. and Kouznetsov, E. S. 15
 Veit, O. 8.
 Venkataraman, T. S. 15.
 Vidal, L. M. 43.
 Vogel, J. und Zipfel 25.
 Vogl, V. 45.
 Voit, M. 8. 29.
 Wachs, H. 8.
 Waller, A. E. 8.
 Warren, D. C. 23.
 Waters, A. W. 28.
 Watson, D. M. S. 49. 51.
 Watson, T. A. S. 39.
 Wehber, H. J. 37.

- Weber, A. 28.
Weiler, W. 49.
Weinstein, A. 23.
Wenz, W. 46.
Werth, E. 53.
Westenhöfer, 41.
Wester, J. 39.
Westerbeck van Eerten, B. J. 41.
Westermeier, K. 37.
Wheeler, W. M., 48.
Whipple, O. B. 37.
White, V. E. 15.
Wieland, G. R. 25, 51, 55.
Wilckens, O. 43.
Wilckens, R. 46.
Willier, B. 28, 34.
Wilsdorf, G. 39.
Wilson, J. 8.
Winge, H. 53.
Winge, Ö. 8.
Winkjer, J. G. 39.
Witte, H. 15.
Wohlstadt, R. 45, 46.
Wolfe, J. J. 23.
Wolff, K. 8.
Woods, F. A. 8, 23, 41.
Woodsedalek, J. E. 34.
Woodward, A. S. 49, 53.
Woodward, A. Sm. und Smith, G. E. 53.
Wright, S. 23.
Yabe, H. 43, 55.
Yakovlev, N. N. 44.
Yamaguchi, Y. 15.
Yampolsky, C. 15.
Yule, G. V. 41.
Zade, A. 8, 37.
Zeleny, C. 23.
Zillig, H. 15.

Digitalisstudien II.

Von Gertraud Haase-Bessell, Dresden.

(Hierzu Tafel 1.)

(Eingegangen am 4. Februar 1921.)

Die Familie *Digitalis* ist nicht groß. Ihre Arten zeigen im allgemeinen eine kleine Variationsbreite und sind gut abgegrenzt. Immerhin ergibt sich bei der Bastardierung der Arten, daß die Verhältnisse doch komplizierter liegen, als es auf den ersten Blick erscheint. Infolge der Zeitverhältnisse läßt sich die Beendigung meiner weit ausgedehnten Untersuchungen nicht absehen. Ich fasse darum die derzeitigen Resultate in dieser Mitteilung zusammen, soweit sie einige Artkreuzungen betreffen.

Es handelt sich um die Arten: *ambigua*, *lanata*, *lutea* und *mierantha*, sowie *purpurea*. *Mierantha* wird meist als eine Varietät von *lutea* angesehen, da bisher als unterschiedliche Merkmale nur die braunen Saftmale an den Seitenlippen der Blüten und deren geringe Größe bekannt waren. Es stellte sich im Laufe meiner Untersuchungen heraus, daß eine Reihe weiterer morphologischer und biologischer Unterschiede hinzukommen. So ist die Form der Fruchtknoten und damit der Früchte bei *mierantha* viel kugliger als bei *lutea*. Ihr Pollen zeigt eine lappige Leistenbildung, die letzterer fehlt. Auch liegt bei gleicher Kultur die Blütezeit der *mierantha* regelmäßig um ca. 14 Tage später als bei *lutea*. Dies genügt wohl bei der scharfen Abgrenzung der *Digitalis*-Arten, *mierantha* als eine gute Art zu bewerten. Es kommt aber als ausschlaggebend hinzu ihr Verhalten bei der Bastardierung und ihre Zytologie, worauf ich weiter unten eingehen werde.

Der Samen wurde teils von Haage und Schmidt, Erfurt, bezogen, teils erhielt sie der botanische Garten zu Dresden durch Tausch und

stellte ihn mir zur Verfügung, wofür ich Herrn Geheimrat Drude zu besonderem Danke verpflichtet bin, ebenso wie dem verstorbenen Herrn Prof. Schorler, der die Diagnosen der Pflanzen nachprüfte. Zwecks der Kreuzungen wurden die Blütennähren in Pergamentpapierbeutel eingebunden. Jeden Tag kastrierte ich die Blüten, die gerade anfangen Farbe zu zeigen, wobei die früheren nochmals genau durchgesehen wurden. In Intervallen von 2—3 Tagen konnte dann die Befruchtung der empfängnisreifen Blüten vorgenommen werden. Ich benützte dazu in Honig getauchte Wattebäuschchen, die nach einmaligem Gebrauch weggeworfen wurden. Immer sorgte ich für kastrierte Kontrollpflanzen, die ausnahmslos ohne Ansatz blieben, wie ich denn überhaupt Andeutungen von Apogamie (Nucellarembryonie) nur bei *Dig. ferruginea* bemerkt habe, die hier nicht in Frage kommt. Die Aussaat der Samen erfolgte im nächsten Frühjahr in sterilisierten Samenschalen in sterilisierte Erde. Die Keimlinge wurden dann in Töpfe pikiert und später auf Freibeete verpflanzt. Sie blühten dann meistens im Sommer darauf.

Die Kreuzungen brachten folgendes Resultat, wobei ich auf die Morphologie der Bastarde allerdings nur flüchtig eingehen kann, um die Arbeit nicht zu sehr zu belasten.

1. *Dig. purp.* + *Dig. ambigua*. Die F_1 war polymorph. Es zeigten sich neben den echten Bastarden, die eine deutliche Mittelstellung zwischen den Eltern einnahmen und durchaus steril waren, gut fertile falsche Bastarde, die dem *purpurea*-Elter vollständig glichen. Das Zahlenverhältnis zwischen den echten und den falschen Bastarden war wechselnd. Ich hatte z. B. eine Familie, die aus 70 echten und 3 falschen Bastarden bestand, und eine, wo das Verhältnis ungefähr umgekehrt war. Die falschen Bastarde waren kräftige Pflanzen, die eine ebenfalls gute fertile F_2 gaben, auf deren Blütenfarbenspaltungen ich an dieser Stelle nicht eingehen kann. Auch die echten Bastarde waren kräftige Pflanzen, von denen heute, nach sechs Jahren, noch welche am Leben sind, also, wie der *ambigua*-Elter, ausdauernd. Die falschen Bastarde verhalten sich auch hierbei wie *Dig. purp.*, d. h. sie starben in schlechtem Boden nach der Blüte ab, trieben in gutem aus Wurzelknospen neue Rosetten. Auch *Dig. purp.* ist eben ein Halbstrauch, wie ich schon früher (Haase-Bessell 1916) auseinandersetzte. Erwähnen möchte ich noch, daß die echten Bastarde in ihren Blüten sowohl die Netzzeichnung der *ambigua*, als auch die roten Saftmale der *purp.* tragen, letztere aber weit in den Schlund gerückt, was wohl entwicklungsgeschichtlich interessant ist.

2. *Dig. lutea* + *Dig. micrantha*. Der Bastard hält zwischen den Eltern die Mitte. Die braunen *micrantha*-Flecke sind ausgebildet bis undeutlich vorhanden. Bei der Pollenzeichnung dominiert *micrantha* etwas abgeschwächt. Absolut steril, obgleich ich gegen 100 sehr kräftige Pflanzen drei Jahre sehr scharf auf Samen untersuchte.

3. *Dig. lanata* + *Dig. micrantha*. Von dieser Kreuzung besaß ich 15 Pflanzen, die im allgemeinen den *micrantha*-Typus trugen. Die Blüten waren gelb, Oberlippe und Bauch rötlich angelaufen. *Micrantha*-Fleck vorhanden. Die Unterlippe zeigte in der Form starken *lanata*-Einfluß. Steril.

4. *Dig. lanata* + *Dig. lutea*. Es wurden von dieser Verbindung zwei Familien gezogen. Die F_1 der „105“ war polymorph. Es blühten 1918 18 Pflanzen, sechs davon als reine *lanata*. Diese waren klein, doch ist es möglich, daß dieser zwergige Charakter dadurch bedingt war, daß der Boden und das Wetter des Jahres für die bei uns sehr empfindliche *lanata* nicht günstig war. Etwas kümmerlicher Samen, der nicht keimte, obgleich er mehrere Monate unter günstigen Bedingungen gehalten wurde. Die Pflanzen starben nach der Blüte ab, wie *lanata*. 11 andere Pflanzen zeigten Bastardmittelstellung. Blätter und Blütenstiele waren glatt oder doch ganz wenig behaart, die Blüten hellgelb, am Bauch rötlich angelaufen. Brauner Schlundring und Netzzzeichnung der *lanata*, wenn auch abgeschwächt, vorhanden. Die Blüten zeigten im allgemeinen *lutea*-Form, verrieten aber die *lanata*-Komponente durch die lange abgerundete Unterlippe, die stärkere Bauchung und die gegen *lutea* relativ doppelte Breite. Aus diesem Typus fiel die Pflanze „E“ heraus durch größere Blüten, deren Breite auch die von *lanata*, also die beider Eltern, übertraf. Auffällig war der große Stempel (von *lutea*-Form). Die Pflanze machte im allgemeinen den Eindruck einer *gigas*-Form der typischen Bastarde. Es wurde versucht die Pflanze zu selbst. Einige Samen sahen schließlich auch ganz hoffnungsvoll aus, keimten später aber trotz günstigster Bedingungen nicht. Die Pflanze blühte 1919 noch einmal und überwinterte dann aus. Von der zweiten Familie *lanata-lutea* kamen nur zwei Pflanzen zum Blühen. Sie zeigten denselben Bastardtypus wie der der Familie „105“. Vielleicht kam der *lutea*-Einfluß etwas mehr zum Durchbruch, indem die an sich *lanata*-Einfluß zeigende Unterlippe oft tief geteilt war. Auch trugen 7 von den 25 Blüten der einen Pflanze einen Sporn, eine Eigenschaft, die die *lutea*-Ausgangssippe öfters zeigte. Die Blüten dieser Pflanze waren 1918 rotbraun angelaufen. 1919 fehlte diese Tönung. Steril.

Die F_1 der drei Familien der reziproken Kreuzung *lutea-lanata* war durchaus einförmig, von dem Typus der echten Bastarde der Familie „105“. Auch diese Pflanzen (gegen 80) blühten noch in diesem, dem vierten Jahre, reich. Von allen Familien wurden Pflanzen eingedüht und geselbstet, immer ohne Erfolg. Ebenso waren die der freien Bestäubung überlassenen Pflanzen steril, obgleich die Mutterarten daneben blühten und Hummeln sie eifrig besuchten.

5. *Dig. lanata* + *Dig. ambigua*. Gekreuzt 1916. 1918 waren fünf Pflanzen am Leben. Drei davon waren *ambigua*. Die Blüten verkümmerten meist unter einem Insektenbefall, worunter unter den gegebenen Bedingungen auch die Ausgangssippe *ambigua* litt. Ob dies die Schuld war, daß die Pflanzen keinen Samen brachten, weiß ich nicht, da 1919 die Krankheit noch schlimmer auftrat und die Pflanzen starben. Die beiden anderen Pflanzen waren gesund und kräftig, brachten schon im zweiten Jahre je drei kräftige Triebe. Sie waren sehr stark behaart und zeigten viel Anthocyan, besonders bei der einen Pflanze war die Blütenstiel tief rot. Die Blüten standen in der Größe zwischen den Eltern, hatten von der *lanata* die Lippe und ausgeprägte Netzzeichnung. Ihre Farbe war rötlichgelb. Die Antheren und Filamente verkümmert oder, wenigstens makroskopisch, nicht mehr vorhanden. Steril.

6. *Dig. purp.* (weiß mit gelben Punkten) + *Dig. lanata*. Gekreuzt 1916. 1918 blühten sieben Pflanzen, davon fünf als rein weiß *purp.* ausgesprochen zwergig. Sie waren gut fertil, Samen konnte noch nicht ausgesät werden. Die beiden anderen Pflanzen waren echte Bastarde. Blätter wenig behaart, Blüten in der Größe zwischen den Eltern. Die Farbe weißlichgelblich, innen und außen am Bauch rötlich angeläufen. Relativ so bauchig wie *lanata*, Unterlippe aber kürzer als bei dieser. Netzzeichnung, rote Saftmale vorhanden, trotzdem diese bei der *purp.*-Mutter farblos (gelb) waren. Wahrscheinlich wurde also der fehlende Rotfaktor von der stark anthocyanführenden *lanata* ergänzt.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die durch die ausgeführten Kreuzungen entstandenen Bastarde eine Mittelstellung zwischen den Eltern zeigten, doch dominierte bis zu einem gewissen Grade der *purpurea*-Habitus über den von *lutea* und *lanata*, anderseits der von *lutea* und *micrantha* über *lanata*. Von *lanata* setzte sich leicht durch die Lippenform und der Anthocyanghalt. Bedeutung gewannen die Kreuzungen durch das Auftreten der falschen, der Mutter gleichen

Bastarde. Sie zeigten sich in den Verbindungen: *purp.-ambigua*; *purp.-lanata*; *ambigua-lanata*; *lanata-lutea*.

Für die zytologischen Untersuchungen wurde reichlich Material fixiert, sowohl von den reinen Arten als auch von den Bastarden. Und zwar geschah dies in der Zeit zwischen 3—5 Uhr früh, da die Erfahrung gezeigt hatte, daß die wichtigsten Stadien, vor allen Dingen die Diakinese, nur um diese Zeit zu erhalten sind. Fixiert wurde mit Sublimatalkohol, gefärbt mit Eisenhämatoxylin. Auf andere Färbungen verzichtete ich, da ich absolutes Vergleichsmaterial brauchte und oft nicht genug Material zu zwei Färbungen hatte. Denn es liegt auf der Hand, daß ich die seltenen Bastarde zunächst nicht zum Einlegen verwenden konnte, sondern zunächst versuchen mußte, ob sie fruchteten. Auch mußten immer einige Blüten als Vergleichsmaterial in Spiritus kommen. So war ich bei der Pflanze „E“ 105 schon froh, einige Blüten von Seitenzweigen, die noch dazu in recht ungleicher Entwicklung standen, einlegen zu können. Das Jahr darauf verunglückte mir Material derselben Pflanzen bei der Einbettung infolge der unglücklichen Gasverhältnisse. Jeder, der schon einmal die Diakinese bei einer Pflanze gesucht hat, weiß, wie große Serien man meistens braucht, um dieses schnell vorübergehenden Stadiums habhaft zu werden, und daß es dann oft nur in einigen Schnitten vorhanden ist. Um die möglicherweise vorhandene Diakinese richtig differenziert zu bekommen, muß man die in Frage kommenden Präparate etwas überfärben, als das kleinere Übel, wenn man viele Schnitte auf dem Objektträger hat. Bally (Bally 1918) hat dies gegen meine Präparate des Bastards *Dig. purp. + lutea* einzuwenden (Haase-Bessell 1916). Gewiß, aber zunächst ist es Zweck der Präparate, nicht so sehr schöne Bilder zu bringen, als Bilder der ausschlaggebenden Stadien. Es ist ein großer Unterschied, ob man Präparate mit heterotypen Teilungen eines Bastards zu färben hat, der eine große Anzahl kleiner Chromosomen besitzt, die an sich die Neigung haben zu verkleben, oder die eines solchen mit wenigchromosomigen Kernen. Wenn man bei ungünstigem Material nicht überhaupt verzichten will, muß man sich eben mit weniger guten Bildern begnügen. Die Zählung der Chromosomen wurde so gehandhabt, daß diese mit Hilfe des Zeichenapparats genau gezeichnet und erst dann gezählt wurden, damit nicht einmal der Wunsch der Vater der Zahl wurde. Gezählt wurden in der Hauptsache Diakinesen von Pollenmutterzellen, doch wurden zum Vergleich auch solche von Embryomutterzellen heran-

gezogen, wo dies nur irgend ging. Ergaben sich bei den Pollenmutterzellen einmal Diakinesenbilder, so hatte man ja meistens viele zur Verfügung, doch muß man sich genau von der Unverletztheit der Zellen überzeugen, da die meisten vom Schnitt getroffen sind. Auch Diadenkerne wurden auf ihre Chromosomenzahl geprüft. Hatte ich genug Material, wie bei den reinen Arten, so führte ich die zeichnerisch vorbereitete Zählung ungefähr 50 mal durch. Bei einigen Bastarden mußte ich mich mit viel weniger begnügen. Die Synapsis wurde immer gefunden, auf die folgenden Stadien wenig Wert gelegt. Wie eingangs bemerkt, sind die zytologischen Studien nicht zum Abschluß gelangt.

Ich bediene mich im folgenden betreffend der Chromosomenzahlen- und -sätze der Nomenklatur, die Winkler in seiner neuesten Arbeit (Winkler 1920) vorschlägt, da sie mir zweckmäßig zu sein scheint und in diesen leicht mißverständlichen Dingen dringend einheitliche Bezeichnungen not tun. Ich gebrauche also „für den haploiden Chromosomensatz, der die Grundlage der systematischen Einheit darstellt, den Ausdruck: das Genom. Nenne Kerne, Zellen, Organismen, in denen ein gleichartiges Genom mehr als einmal in einem Kerne vorhanden ist homogenomatisch, solche dagegen, die verschiedene Genome in ihren Kernen führen, heterogenomatisch. Individuen, die dieselben Genome führen, sollen isogenomatisch heißen, solche, deren Genome wesensverschieden sind, anisogenomatisch. Nach der Anzahl der in den Kernen eines Organismus vorhandenen Chromosomensätze sollen unterschieden werden monogenomatische, digenomatische, allgemein polygenomatische Organismen, wobei es zunächst gleichgültig ist, ob die Genome einander wesensgleich sind und sich aus derselben Anzahl von Chromosomen zusammensetzen oder aber verschiedene Zahlen umfassen. . . .“ „Ich schlage die Ausdrücke Gamophase für Haplophase und Zygothase für Diplophase vor“.

Die Chromosomenzahlen der reinen Arten, die in Frage kommen, sind:

Dig. purp. 24/48,

Dig. lutea 48/96,

Dig. micrantha 24/48,

Dig. lanata 24/48

Dig. ambigua 24/48.

Bei den Bastarden zeigten sich folgende zytologische Verhältnisse:

Dig. lutea + *Dig. micrantha*. *Lutea* führt also in der Gamophase 48, *micrantha* 24 Chromosomen (Fig. 1 und 2). Sie unterscheiden sich also auch in dieser Hinsicht voneinander, aber sicher ist *lutea* nicht nur als eine *gigas*-Form der *micrantha* aufzufassen, sie werden vielmehr

anisogenomatisch sein. Bei dem Bastard tritt der unerwartete Fall ein, daß sich in der Diakinese 36 gut konjugierende Chromosomenpaare zeigen (Fig. 1). Die heterotypen Teilungen selbst gehen verhältnismäßig gut von statten, wenn es auch oft nachklappende Chromosomen gibt. Die sichtbare Degeneration setzt nach der Spezialzellenbildung ein, ist dann aber schnell vollständig. Ich habe gerade hier sehr viele Zählungen vorgenommen, da mir das Resultat überraschend kam, ich vielmehr das Droeraschema mit 24 Chromosomenpaaren und 24 Einzelchromosomen erwartete.

Dig. lanata + *Dig. micrantha*. Die Eltern bringen je 24 Chromosomen mit, die in der Diakinese 24 Chromosomenpaare bilden. Auch hier ist die Reduktionsteilung wenig gestört, wenn man auch schon mehr mehrpolige Spindeln sieht. Die Degeneration setzt nach der Spezialzellenbildung ein und ist auch hier vollständig.

Die Verbindungen *Dig. ambigua* + *Dig. lanata* und *Dig. purp.* + *Dig. lanata* konnten noch nicht zytologisch untersucht werden.

Dig. lanata + *Dig. lutea* und *Dig. lutea* + *Dig. lanata*. Der *lutea*-Elter bringt 48 (siehe Haase-Bessell 1916), der *lanata*-Elter 24 Chromosomen (Fig. 6, 7, 8) mit. Da die echten Bastarde der reziproken Verbindungen gleiche Erscheinungen zeigen, können sie zusammen behandelt werden. Bei der Diakinese sowohl der Pollenmutterzellen (Fig. 4), als auch der Makrosporen (Fig. 5) lassen sich deutlich 72 Chromosomen zählen, von denen ab und zu zwei so zusammenliegen, daß man sie als konjugierend ansprechen darf. Es ist keine bestimmte Anzahl von Paaren, sondern diese wechselt in weiten Grenzen. Fig. 5 ist verhältnismäßig reich daran. Der Bastard verhält sich also hier gegenüber *Dig. purp.* + *Dig. lutea* (Haase-Bessell 1916) etwas abgeschwächt, da dort nie eine Konjugation einzelner Chromosomen zu beobachten war. *Purp.* + *lutea* zeigt bei der ersten Reifeteilung auch nie eine Äquatorialplatte, während bei *lanata* + *lutea* die meisten Chromosomen, selten alle, zu einer solchen einbezogen werden. Sie bilden dabei eine lockere Doppelreihe, wobei anzunehmen ist, daß wenigstens bei einer Anzahl von Chromosomen die Homologie zum Ausdruck kommt, sie also echte Paare bilden. Von den nicht in die Äquatorialplatte einbezogenen Chromosomen werden bei den zweipoligen Spindeln die meisten noch nachträglich den Tochterkernen angegliedert. Meistens ist aber diese Zweipoligkeit nicht mehr durchgeführt, es bilden sich dann in der bekannten Weise Nebenerkerne von einigen oder einem Chromosom. Jeder der Haupt- und Nebenerkerne führt dann die zweite Reifeteilung simultan

durch (Fig. 9), nie deutete ein Bild darauf hin, daß diese homotype Teilung ausnahmsweise einmal früher geschah. Es entstehen Spezialzellen von wechselnder Zahl und Größe, die einen oder mehrere Kerne führen, welche aber nach obigen wohl immer einen ungleichen Chromosomenbestand haben.

Die Makrosporen zeigen dieselben Verhältnisse, wie die Pollenmutterzellen. Auch hier wird bei der ersten Reifeteilung eine lockere Äquatorialplatte gebildet, wobei die Zusammengehörigkeit zu Paaren nicht deutlich zu erkennen, aber doch zu vermuten ist. Bei der Bildung der Tochterkerne wandern die Chromosomen mit ungleicher Geschwindigkeit nach den Polen. Auch hier werden nicht alle Chromosome in die Äquatorialplatte einbezogen. Die übrigen gliedern sich teils sekundär den Tochterkernen an, teils bilden sie Nebkerne, je nach der Beschaffenheit der Spindel. Wenn man will, kann man diese Reduktionsteilungen als „halbheterotype“ im Sinne Rosenbergs (Rosenberg 1917) ansehen. Doch erscheint mir dieser Terminus technicus unpraktisch, da die Verhältnisse doch allzu fließend sind.

Bei den der Mutterart *lanata* gleichenden falschen Bastarden findet man in der Diakinese 24 Chromosomenpaare. Dazwischen noch manchmal ein oder einige überzählige Chromosome. Dies gilt sowohl für die Makro- als auch für die Mikrosporen (Fig. 12, 13, 14, 15). Eine Synapsis ist auch hier vorhanden (Fig. 10). In den postsynaptischen Bildern sind Doppelfäden festzustellen (Fig. 11 a u. b). Die Makrosporen bilden Tetraden (Fig. 17). Als das entwickeltste Stadium habe ich bei ihnen den zweikernigen Embryosack angetroffen. Der Pollen degeneriert.

Es bleibt noch die Pflanze „E“ zu besprechen. Wie oben erwähnt, besaß ich nur wenig und ungleichmäßiges Material. Doch gelang es mir, drei Diakinesen von Makrosporen zu finden. Sie zeigen zunächst 48 Doppelchromosomengebilde, die ungefähr das doppelte oder dreifache Volumen der elterlichen Chromosomen haben und sehr unregelmäßige Konturen aufweisen. Diese Doppelchromosomen stehen teilweise durch Brücken (siehe bei Fig. 18) miteinander in Verbindung. Da dies konjugierende Chromosomen nie tun, nehme ich an, daß es sich hier um eine vorzeitige Längsteilung handelt. Darüber weiter unten. Außer diesen 48 gemästeten Chromosomen zeigten die betreffenden Diakinesen noch kleinere Chromosomenpaare, die wohl als konjugierend anzusehen sind. Ihre Zahl war wechselnd. Fig. 18 zeigt deren 9 (6 in der Ebene a, 3 in der Ebene b. Es ist außerdem möglich, daß noch andere unter dem danebenliegenden Gewebesplitter verborgen sind), die ungefähr in einer

Gruppe zusammenliegen. Die zweite Diakinese zeigte 2—4 Paare, und bei der dritten waren keine zu entdecken, doch überdeckten sich die Chromosomen sehr stark, so daß wohl einige übersehen sein können, besonders da auch die Größe der übrigen stark variierte.

Dig. purp. + *Dig. ambigua*. Jeder Elter bringt 24 Chromosomen mit. Die echten Bastarde zeigten eine gut ausgebildete Synapsis. Die Diakinese wurde einstweilen nur bei der Makrospore aufgefunden und zeigte 24 gut konjugierende Chromosomenpaare. Bei den Reifeteilungen gibt es sowohl bei der Prophase, wie der Anaphase viele nachklappende Chromosomen. Meistens werden nicht alle in die Hauptspindel einbezogen und bilden später Nebenkernchen. Man sieht oft Zellen, wo die Spindelbildung sehr weitgehend gestört ist (Fig. 19) und die homotype Teilung dann sehr ungleich große Kerne erfaßt. Auch hier ist die zweite Reifeteilung streng simultan und gibt es bei der Anaphase viel nachschleppende Chromosomen (Fig. 21). Die Makrospore konnte bis zur Tetradenbildung verfolgt werden. Die Pollen sind vollständig tot und zeigen, wie nach ihrer Entwicklung zu erwarten war, sehr verschiedene Größen: Durchmesser 12—23 μ .

Die zytologische Untersuchung der falschen Bastarde ist noch nicht abgeschlossen.

Wir kennen jetzt die Chromosomenzahlen von einer stattlichen Reihe von Pflanzen. Ich erinnere nur an die letzte mühevollen Zusammenstellung, die wir Tischler (Tischler 1915) verdanken. Dort sind auch die Gattungen herausgezogen, deren Spezies sich in der Chromosomenzahl unterscheiden. Er wurde nur in der letzten Zeit mehrfach, z. B. von Winge (Winge 1917) darauf hingewiesen, daß vielen Pflanzenfamilien eine bestimmte Chromosomenzahl oder ein Vielfaches davon eigen ist. So gibt Winge als Beispiel an die Heliantheen mit der Grundzahl 8, die Anthemideen mit 9. Den Liliaceen kommt die Grundzahl 5 zu, den Thymeliaceen 9 usw. Bei den bisher untersuchten *Digitalis*-Arten ergab sich in vier Fällen die Zahl 24, 48, in einem die Zahl 48, 96. Wie oben erwähnt, hat Winkler für den haploiden Chromosomensatz, welcher die Grundlage der systematischen Einheit darstellt, die Bezeichnung „Genom“ eingeführt. Nimmt man also zunächst 24 als die Grundzahl der Gattung *Digitalis*, so ist *Dig. lutea* als tetragenomatisch anzusehen. Bei der Bastardierung von *Dig. lutea* mit *Dig. micrantha* würden also nach dieser Anschauung zwei *lutea*-Genome mit einem *micrantha*-Genom vereinigt. Bei der Reduktions-

teilung dieses Bastards würden wir entsprechend etwa ein Verhalten nach dem *Drosera*-Schema erwarten, also eine Vereinigung des *mierantha*-Genoms mit einem *lutea*-Genom, während das zweite *lutea*-Genom mehr oder minder ausgeschaltet wird. Wie oben ausgeführt, entsprechen die Tatsachen dieser Annahme nicht, vielmehr erscheinen in der Diakinese 36 wohlkonjugierende Chromosomenpaare (Fig. 3). Die einzig mögliche Erklärung dieses Befundes scheint mir die zu sein, daß ein Digitalisgenom nicht 24, sondern 12 Chromosomen umfaßt, daß also bei der *mierantha-lutea*-Kreuzung $2 + 4 = 6$ Genome zusammenkommen, die, als Wirkung der Bastardierung, ungehindert miteinander kopulieren können, was folgerichtig 36 Gemini ergibt. Ein Gamet des Bastards würde also trigenomatisch sein, und zwar hetero- oder homogenomatisch, je nachdem das *mierantha*-Genom 1-, 2- oder 0 mal vertreten ist. Da der Bastard steril ist, konnte die Richtigkeit der Hypothese nicht geprüft werden. Ich hoffe später auf Grund von anderem Material diese Fragen weiter behandeln zu können. Auch muß ich mir an dieser Stelle versagen, auf die Konsequenzen näher einzugehen, die meine Annahme für die Vererbung der Blütenfarben von *Dig. purp.* hat. Praktisch wird ja für die einzelnen Merkmale die Mendelspaltung bei di- und tetragenomatischen Rassen kaum sehr verschieden ausfallen, denn nach allem, was wir bis jetzt wissen, müssen wir annehmen, daß die in einer Gamete vereinigten Genome in einer gewissen Bindung miteinander stehen, die verhindert, daß ihre Gene bei der Reduktionsteilung miteinander ausgetauscht werden. Sie verhalten sich also in dieser Beziehung wie ein Genom, wenn nicht durch Bastardierung diese Bindung gebrochen wird, wie eben in dem Falle *lutea-mierantha*. Bei Kulturpflanzen, wie es wenigstens die gärtnerisch gezogene *Dig. purp.* eine ist, treten nun zahlreiche jene Mutationen auf, die Baur in seiner Vererbungslehre (Baur 1919) als 1. Gruppe zusammenfaßt, die dadurch charakterisiert sind, daß sie aus bisher unbekannten Gründen einen Grundunterschied gegenüber der Ausgangspflanze aufweisen. Treten solche Mutationen häufig auf, wie in den meisten Kulturrassen, so werden auch ursprünglich gleiche Genome eines Gameten heterogenomatisch werden, denn es ist nicht anzunehmen, daß beide homologen Gene gleichzeitig von der Mutation erfaßt werden. Diese verschiedene Konstitution der Genome dokumentiert sich zunächst nicht, da nur eines zur Wirkung gelangt. Ich bezweifle, daß immer das Gen dominiert, das dies bei einer normalen Kreuzung tut. Wenigstens kenne ich Fälle bei *Dig. purp.*, die da zur Vorsicht mahnen. So trat in einer in fünf Generationen

rein gezogenen *Digitalis*-Familie bei einem Individuum das Umschlagen in die dominante Blütenfarbe auf, welche weiterhin konstant blieb. Weiter spaltete bei einer rezessiven weißen Pflanze, die in einer roten Familie nach Erwartung herausmündete, eine Blüte sektorial in rot und weiß auf und anderes mehr. Vielleicht gehören eine ganze Anzahl der in der Literatur verstreuten Fälle über Knospenvariationen, vegetativen Spaltungen usw. hierher. Es kommen da ausnahmsweise Genome zur Wirkung, die sonst von dem anderen dominiert werden. Jedenfalls ist das ein Gebiet, wo uns die Forschung der nächsten Zeit noch viele interessante und prinzipiell wertvolle Aufschlüsse bringen wird.

Die Funde falscher Bastarde haben sich in den letzten Jahren bedeutend vermehrt. Ich verweise hier auf das zusammenfassende Kapitel bei Ernst (Ernst 1918). In den erörterten Fällen treten diese falschen Bastarde neben den echten in wechselnder Zahl auf. Sie gleichen meist der Mutter, seltener dem Vater. Wie oben mitgeteilt, zeigten sich bei meinen Versuchen falsche Bastarde bei vier verschiedenen Verbindungen. Immer sahen sie der Mutter gleich. In zwei Fällen handelte es sich um je eine kleine F_1 -Familie. In dem Falle *lanata-lutea* traten sie nur in einer der gezogenen Familien auf, doch war die dazugehörige zweite nur sehr klein. Die reziproke, ziemlich zahlreich in zwei Familien gezogene Verbindung zeigte die Erscheinung nicht. Im vierten Falle endlich, bei der Verbindung *purp. ambigua* erschienen falsche Bastarde in allen vier erzeugten großen Familien, wie erwähnt in durchaus wachsender Anzahl. Das Verhalten meiner falschen Bastarde schließt sich also den übrigen durchaus an.

In dem zytologisch untersuchten Falle *lanata-lutea* führt der eine Elter *lutea* die doppelte Chromosomenzahl gegen den anderen *lanata*. Nimmt man die Grundzahl der *Digitalis*-Genome zunächst mit 24 an, so findet man bei der Diakinese Genom mit Genom kopulierend. Da die Chromosomengröße beider Elternarten nicht wesentlich verschieden ist, läßt es sich nicht feststellen, welche Genome miteinander kopulieren. Da aber das Aussehen des Bastards ganz der Mutter gleicht, so ist doch wohl anzunehmen, daß deren Genom mitbeteiligt ist. Ein *lutea*-Genom verbindet sich demnach mit dem *lanata*-Genom, während das andere *lutea*-Genom ausgestoßen wird. Also ein Verhalten nach dem *Drosera*-Schema.

Über die Entstehung falscher Bastarde hat man eine Reihe von Hypothesen aufgestellt. Einmal wäre es denkbar, daß durch die Be-

stäubung Adventivembryobildung ausgelöst würde (Winkler). Besonders hat man an induzierte Apogamie gedacht (Ernst). Doch ließ sich auch die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß bei echter Befruchtung entweder die väterlichen oder mütterlichen Chromosomen ihre Eigenschaften nicht zur Geltung bringen können (Winkler). Die Befunde bei zoologischen Objekten legten ferner eine Pseudogamie im Sinne Fockes nahe, d. h. eine durch Befruchtung ausgelöste Parthenogenese, bei welcher die anderelterlichen Chromosomen noch mehr oder minder lange fortgeschleppt werden können.

Was zunächst die Adventivembryonie betrifft, so scheint sie mir für meine Fälle ausgeschlossen. Die in Frage kommenden reinen Arten habe ich zytologisch genau untersucht. Nie habe ich Bilder gesehen, die nur entfernt auf Adventivkeimbildung hinwiesen, und man müßte eine vorhandene Neigung hierzu doch wohl annehmen.

Die Frage, ob induzierte Apogamie vorliegt, ist in letzter Zeit durch die Arbeit von Ernst (Ernst 1918) mehr in den Vordergrund getreten. Bedingung dafür ist, daß bei den zur Bastardierung benutzten reinen Arten zweierlei Eizellen vorkommen, wie bei *Hieracium*, nämlich einmal normale befruchtungsbedürftige, zweitens parthenogenetische, die aber den Bestäubungsreiz zu ihrer Entwicklung brauchen. Apogamie ohne Bestäubungsreiz findet sich bei meinen reinen *Digitalis*-Arten nicht. Bei allen sind Kontrollexemplare, sorgfältig kastriert, gezogen worden. Nie fand sich bei scharfer Kontrolle ein Same. Für die Entstehung diploider Eizellen müßte man annehmen, daß die Reduktionsteilung wegfällt, wie das denn Ernst auch tut. Bei den reinen *Digitalis*-Arten war aber die heterotype Teilung durchaus in Ordnung. Da die Samen einiger weniger Kapseln der bastardierten Pflanzen einen ziemlich hohen Prozentsatz falscher Bastarde bringen, könnte das häufige Ausbleiben der Reduktionsteilung bei so ausgedehnten Untersuchungen, wie die meinen, gar nicht übersehen werden. Auch diese Hypothese trifft also für die falschen *Digitalis*-Bastarde nicht zu.

Pseudogamie hat man bei Bastardierungen im Tierreich ziemlich oft gefunden, doch handelte es sich meist um systematisch weit auseinander stehende Arten. Die väterlichen Chromosomen werden dabei meist nur wenige Teilungen mitgeschleppt und dann ausgestoßen. Wie oben ausgeführt, trifft das wenigstens für den zytologisch untersuchten *Digitalis*-Bastard *lanata-lutea* nicht zu. Ein väterliches Genom ist noch bei der Keimzellenbildung des Bastards vorhanden. Von einer direkten Pseudogamie im Sinne Fockes kann man also nicht sprechen, doch

scheint mir auch eine einfache Dominanz des mütterlichen Erbplasmas unwahrscheinlich. Den väterlichen Chromosomen dürfte doch eine ausgesprochene Helotenrolle zukommen, wenn auch eine leichte Beeinflussung durch den Vater in der Literatur für die falschen Bastarde meist angegeben wird. Wir wissen über die Ursachen der Dominanz eines Gens über das homologe einstweilen noch gar nichts, doch glaube ich nicht, daß diese Verhältnisse hier überhaupt in Frage kommen. Es wäre dann vollständig unverständlich, warum die falschen Bastarde nicht nur in meinen, sondern auch in anderen Fällen in so wechselnden Prozentsätzen erscheinen. Mir scheint dies doch darauf hinzuweisen, daß es sich um keinen prinzipiell verschiedenen Vorgang handelt, ob ein echter oder ein falscher Bastard entsteht. Vielleicht spielt das Alter der Geschlechtszellen da eine Rolle. Man denke nur an die Hertwigschen Versuche mit Fröschen. Mir fehlte bis jetzt leider die Zeit, darüber Versuche anzustellen.

Wie man sieht, zeigt die Untersuchung meiner falschen Bastarde bisher mehr, was die Ursachen dafür nicht sein können, als welche sie sind. Hoffentlich bringt die Untersuchung der fertilen falschen Bastarde *purp.-lanata* und *purp.-ambigua* mehr Anhaltspunkte. Auf eine Möglichkeit der Erklärung werde ich weiter unten kommen.

Ich komme nun zu den zytologischen Befunden bei den echten Bastarden, in welche Besprechung ich auch die Kreuzung *Dig. purp.-lutea* einbeziehe, die ich früher untersucht habe (Haase-Bessell 1916).

Strasburger und seine Schule vertraten bekanntlich die Anschauung, daß die Anordnung der homologen Chromosomen zu Paaren bereits in den somatischen Kernen erfolgt. Demgegenüber hat sich, wenigstens in der allgemeinen Fassung, Widerspruch erhoben, doch nehmen wohl jetzt die meisten Forscher eine solche Paarung für die Prophasen der heterotypen Teilungen an. Es fragt sich nun, wie sich in diesen Beziehungen die Bastarde verhalten, besonders die, bei welchen die Konjugation der Chromosomen in der Diakinese ausbleibt, also in unserem Fall *Dig. purp.-lutea* (Haase-Bessell 1916. Tafel 1: E. 3. 15) und *Dig. lanata-lutea* (Tafel. Fig. 4. 5).

Häcker (Häcker 1904) brachte das Problem der Sterilität der Bastarde mit einer Repulsion des artfremden Chromatins in Verbindung, und diese Hypothese taucht von Zeit zu Zeit wieder auf in irgend einer Form, so bei Bally (Bally 1919), worauf ich weiter unten komme. Schon Tischler, der als einer der ersten sterile und halbsterile Pflanzen-

bastarde zytologisch untersuchte (Tischler 1906. 1910), sprach sich gegen diese Hypothese aus, und ich kann mich ihm in dieser Hinsicht nur anschließen. Auch in dem extremen Fall *purp.-lutea*, wo sich in der Diakinese gar kein Chromosomenpaar mehr beobachten läßt, war eine typische Synapsis vorhanden, und in den folgenden Phasen ließen sich immer Doppelfäden beobachten. Wenn wir nun aber bei den reinen Arten den entscheidenden Moment der Konjugation in der Synapsis suchen, so weiß ich eigentlich nicht, warum dieser bei den Bastarden in die Diakinese verlegt werden soll, wenn sich auch da das Verhalten der Chromosomen mit unseren Hilfsmitteln am besten feststellen läßt. Tischler ist geneigt, die Sterilität der Bastarde und die dabei auftretenden zytologisch festzustellenden Störungen bei der Keimzellbildung auf eine nichtidentische Entwicklungsrichtung oder Tendenz zu schieben. Es ist logischerweise anzunehmen, daß sehr oft bei Bastarden eine solche divergierende Tendenz vorhanden ist, doch scheinen mir die Boverischen Erwägungen (Boveri 1918) zu Recht zu bestehen, daß die spezifischen Eigenschaften der Chromosomen erst in einer späteren Periode als der Keimzellenbildung zur Geltung kommen.

Ich halte dafür, daß physikalische Zustände für die Störungen bei der Keimzellbildung verantwortlich gemacht werden müssen. Von dem Zusammendrängen der chromatischen Kernbestandteile in der Synapsis bis zur Ausbreitung der ausgespannenen Chromatinfäden auf der Oberfläche der Kernsaftkugel finden sicher tiefgreifende physikalisch-osmotische Veränderungen im Zustand der Chromosomen statt, zu denen weitere kommen müssen, wenn die gepaarten Chromosomen der Diakinese zur heterotyphen Teilung nach der Mitte zurücksinken. Dieser letztere Vorgang tritt nach der vollständigen Auflösung des Nukleolus plötzlich ein, wenigstens sieht man sehr selten Diakinesebilder, die nicht wenigstens noch Reste des Nukleolus zeigen. Man muß also annehmen, daß eine gewisse Relation besteht zwischen der Masse der Nukleolussubstanz und dem Bedarf an solcher, den die Diakinesechromosomen zur Erlangung jenes Zustandes brauchen, der sie zu einer normalen Reifeteilung befähigt. Bei den hier in Frage kommenden Bastarden sinken nun die ungepaarten Chromosomen langsam, gleichsam zögernd, der Mitte zu (Haase-Bessell 1916. Tafel I. 16. 17. 18). Mir ist nun der Gedanke aufgestiegen, ob nicht die in den wesensverschiedenen Genomen der Bastardkerne lokalisierten, ihr Chromatin aufbauenden Fermente auch wesensverschieden sind und eine verschiedene Aktivität besitzen, dergestalt, daß bei einer gegebenen Menge Nukleolarsubstanz die

Chromosomen des einen Genoms mehr an sich reißen können, als die anderen.

Ich weiß natürlich, daß die Verhältnisse viel verwickelter liegen können, daß hier wahrscheinlich Kettenreaktionen vorliegen und das Endresultat auch durch Zustand oder Menge irgend eines Aktivators oder eines Kofermments hervorgerufen sein kann. Zur Fixierung des Gedankens genügt wohl zunächst die Annahme der Verschiedenheit des Chromatin auf- (und ab-?) bauenden Ferments.

Ich bringe aus unseren Kenntnissen über die Enzyme folgende Sätze in Erinnerung, wobei ich mich an Czapek (Czapek 1913) halte: „Die moderne Enzymlehre geht von der heute wahrscheinlichsten Anschauung aus, daß die Enzymreaktionen in ihren wesentlichen Merkmalen mit katalytischen Reaktionen übereinstimmen. . . . Der Katalysator kann die von ihm beherrschte Reaktion nach beiden Seiten beschleunigen. Es ist eine Proportionalität zwischen Menge der Katalysatoren und ihrem Effekt aufgefunden worden (von mir gesperrt!) . . . Ein für die Enzyme charakteristisches Merkmal ist die beschränkte, oft spezifisch eingeeengte Wirkungssphäre. . . . Der Organismus kann außer Sekretionsenzymen auch solche produzieren, die dem Zellplasma fest anhaften und ihre Wirkung nur intrazellulär entfalten können, die Endoenzyme. . . . Es ist nicht ausgeschlossen, daß im Organismus Enzyme wirklich existieren, die unter den gegebenen Bedingungen nicht spalten, sondern synthetisch arbeiten, man denke nur an die Koagulasen. Abgesehen davon besteht der Satz, daß jedes Enzym unter bestimmten Bedingungen die Reaktion nach beiden Seiten katalysieren kann. . . . Sind mehrere Katalysatoren gleichzeitig anwesend, so können sich die Wirkungen einfach addieren, oder es tritt eine Wirkung ein, die auffallend größer oder kleiner ist, als die Summe der Einzelwirkungen (von mir gesperrt).“ Die somatischen Zellen haben wohl meistens die Möglichkeit, sich ihren Chromatinbedarf heranzubringen. Führen die väterlichen und mütterlichen Chromosomen spezifisch verschiedene, das Chromatin aufbauende Enzyme, so wird im allgemeinen keine Konkurrenz auftreten, im Gegenteil wird nach obigen der Fall eintreten können, daß ihre Wirkung größer ist, als ihre summierte Einzelwirkung. Man könnte das auffällige Luxurieren vieler Bastarde mit dieser Erhöhung des Stoffwechsels in Verbindung bringen. Anders sind die Verhältnisse bei der Bildung der Keimzellen. Die Archisporozellen sind bekanntlich ziemlich selbständig im Verband. Besonders die Pollenurmutterzellen sieht man schon

früh vollkommen getrennt liegen, und wenn man auch annehmen muß, daß sie vom Tapetum gewisse Nährstoffe in gelöster Form beziehen, so wird dies doch nicht für alle notwendigen zutreffen. Man kann also annehmen, daß die Nährstoffmasse des Nukleolus der Keimzellkerne auf den notwendigen Bedarf abgestimmt sind und daß bei Bastarden in dieser kritischen Periode die Inkongruenz der Reaktion zum Ausdruck kommt. Die Chromosomen der Diakinese bleiben teilweise ungesättigt, unreif, erreichen nicht den physikalischen Zustand, der zu einer Konjugation erforderlich ist, ungeachtet aller Affinität, ich will einmal sagen, sexueller Art. Bei *Dig. lanata-lutea* wird die Minimalgrenze noch manchmal erreicht, es finden sich hie und da noch Paare zusammen. Bei *Dig. purp.-lutea* ist die Spannung größer, die Chromosomen bleiben immer einzeln.

Ob auch die mangelhafte Ausbildung der Spindel bei diesen Bastarden, ihr häufiges Beharren auf einem mehrpoligen Stadium auf diese Verhältnisse zurückzuführen ist, wird von dem Standpunkt abhängen, von dem man dem Problem der Spindelbildung überhaupt gegenüber steht, ob man sie als verhältnismäßig autonom betrachtet, wofür manche Beobachtungen aus der Protistenkunde sprechen, oder ob man sie als eine Funktion der Chromosomen ansieht. Ich habe den Eindruck, daß die hier herrschenden Unklarheiten an vielen Mißverständnissen schuld sind. Bei den folgenden heterotypen Teilungen der Bastarde ist eine starke Verklebungstendenz der Chromosomen zu beobachten, die die Differenzierung sehr erschwert. Ein solches Zusammenfließen der Chromosomen hat z. B. auch Federley (Federley 1916) bei seinen Pygaerabastarden gesehen. Es liegt nahe, auch diese Erscheinung auf die physikalische Unreife der Chromosomen zurückzuführen.

Federley fand bei seinen Pygaerabastarden auch, daß bei allgemein fehlender Konjugation der Chromosomen in der Diakinese sich doch oft eine wechselnde Anzahl von Paaren bilden könne. Auf ein ähnliches Verhalten weisen auch die verschiedenen Resultate hin, die Gates (Gates 1909) und Geerts (1911) bei der Untersuchung der Önotherabastarde *gigas* + *lata* erhielten. Gates fand die Konjugation des *lata* mit einem *gigas*-Genom. Die Chromosomen des zweiten *gigas*-Genoms wurden ungespalten auf die Tochterkerne verteilt. Geerts konnte keine Konjugation entdecken. Er fand dann eine Äquatorialplatte mit allen 21 Chromosomen der drei Genome, die dann ungespalten zu ungefähr gleichen Teilen nach den Polen wichen. Auch hier scheint es also, daß sich die Sache in verschiedenen Individuen oder Linien

verschieden abspielt. Das ist mit einer spezifischen Unverträglichkeit der artverschiedenen Chromosomen kaum zu vereinen: mit meiner Hypothese verträgt es sich ganz gut, denn der Reifezustand der Chromosomen wird bei vielen Bastarden um den kritischen Punkt pendeln.

Bei dem Bastard *purp.-lutea* kommt es bei der heterotypen Teilung nicht mehr zur Bildung einer Äquatorialplatte. Ist die Spindelbildung nicht allzu gestört, kommt es zur Bildung einer ungefähr zweipoligen Spindel, so sieht man die Chromosomen unregelmäßig auf ihr aufgereiht (Haase-Bessell 1916, Tafel 1, G) und schließlich, eben ohne Bildung einer Äquatorialplatte, auf die Tochterkerne verteilt werden. Bei *lanata-lutea* findet sich noch eine Äquatorialplatte, die ungefähr doppelreihig ist, aber ein so lockeres Gefüge hat, daß es unentschieden bleiben muß, ob hier echte Gemini vorliegen. Ich nehme dies jedoch an. Jedenfalls findet keine Spaltung der Chromosomen statt. Sie werden ungefähr zur Hälfte unregelmäßig nach den Polen gezogen, und den Tochterkernen schließen sich dann auch mehr oder weniger von den Chromosomen an, die nicht in die Äquatorialplatte einbezogen waren. Bei beiden Bastarden kommt es zu einer streng simultanen zweiten Reifeteilung (Haase-Bessell 1916, Tafel 4, 43—53) (Fig. 9). Auch das versprengteste Chromosomen teilt sich zu gleicher Zeit mit den anderen. Nie sah ich eine vorzeitige Teilung (ausgenommen bei der Pflanze „E“, wo ja besondere Verhältnisse herrschen).

Die bis jetzt untersuchten Bastarde verhalten sich in bezug auf die heterotype Teilung unterschiedlich. Bei einem Bastard von Eltern mit verschiedenen Chromosomenzahlen, der dem *Drosera*-Schema folgt, verbinden sich die Chromosomen der niederen Zahl mit eben so vielen der höheren. Sie bilden eine Äquatorialplatte, in die die übriggebliebenen univalenten Chromosomen nicht mit einbezogen werden. Diese werden nach dem Zufall in die Tochterkerne einbezogen und mit der Zeit eliminiert. Sehr verschieden davon verhalten sich die *Pygaerabastarde* Federleys (Federley 1913). Zunächst konnte dieser Forscher bei ihnen keine Synapsis auffinden. Da ihm aber nur sehr wenig Material zur Verfügung stand, so ist es wohl nicht sicher, ob sie nicht dennoch vorhanden ist. In der Diakinese konjugieren, wie schon oben bemerkt, die Chromosomen nicht miteinander, „höchstens vereinzelte Chromosomenpaare können eine Verbindung miteinander eingehen“. Als Folge ist die Äquatorialplatte verschieden gestaltet. Bei vollständigem Ausbleiben der Konjugation in der Diakinese erscheint die Äquatorialplatte mit den univalenten Chromosomen, und es kommt zu einer reinen Äquations-

teilung. Im anderen Falle ist die Reifeteilung gemischt. Die konjugierten Chromosomen bilden Gemini und weichen einzeln nach den Polen, die univalenten machen eine Äquationsteilung durch. Die meisten Keimzellen gehen zugrunde. Bei der Rückkreuzung mit den Eltern zeigt sich eine gemischte Äquatorialplattenbildung, woraus F. den Schluß zieht, daß sich die artgleichen Chromosomen zu Gemini zusammengefunden haben. Doch auch bei den reinen Arten kommt es nicht immer zu einer Konjugation. Die reinen Arten von *Pygaera* (und auch ihre Bastarde) bilden Spermagonien zweierlei Art, in welchen Spermazoen ganz verschiedener Entwicklung gebildet werden. Die einen sind die zur Fortpflanzung dienenden, die anderen degenerieren. Bei diesen „apyrenen“ Spermien kommt es nicht oder nur selten zur Konjugation. Sie bilden heterotype Spindeln, auf deren Fasern die Chromosomen ohne Andeutung einer Äquatorialplatte liegen. Sie werden dann unregelmäßig auf die Pole verteilt. Es kommt dann noch zu einer weiteren Kernteilung, wobei die Chromosomen, „vermutlich wieder ohne vorherige Teilung“, auf die Spermaditen verteilt werden.

Die von Rosenberg untersuchten Hieracien (Rosenberg 1917), für welche dieser Autor Bastardnatur annimmt, zeigen eine ganz verschiedene Reduktionsteilung. Leider liegt mir die wichtige Arbeit nur in Referaten vor. Rosenberg nimmt an, daß die hypothetischen Eltern seiner Hieracien teilweise in ihren Chromosomenzahlen differierten. Er fand z. B. bei *H. excellens* 42 Chromosomen, und bei der Reduktionsteilung traten 18 Gemini und 6 univalente Chromosomen auf, welche letztere sich nach dem *Drosera*-Schema nach dem Zufall auf die Diadenkerne verteilten. R. nimmt an, daß der eine Elter der *excellens* 18, der andere 24 (oder mehr) haploide Chromosomen besessen hat. Er hat dann von ihm selbst hergestellte Bastarde von Hieracien untersucht. Waren Eltern mit ungleichen Chromosomenzahlen benutzt, so fand es sich, daß die überzähligen Chromosomen zum Teil schon vor der Keimzellenbildung eliminiert wurden. Bei anderen Pflanzen wurden diese Chromosomen noch mitgeschleppt. Für die von ihm behandelten Spezies der Untergattung *Archhieracium* nimmt R. an, daß sie mit 27 und 36 somatischen Chromosomen tri- und tetraploid sind. Bei den triploiden Arten, die R. als Verbindungen von haploiden und diploiden Keimzellen auffaßt, wird dann die heterotype Teilung immer mehr zurückgebildet. Die Chromosomen zeigen bei der Diakinese keine Konjugation mehr, sie werden dann ohne Bildung einer Äquatorialplatte zu ungefähr gleichen Teilen nach den Polen gezogen. Öfter vermochten auch die Kerne aus

der Diakinese direkt zu einer normalen homotypen Mitose überzugehen. *H. Pseudoillyricum* zeigte dann nur noch somatische Teilungen.

Wie man sieht, sind alle nur denkbaren Übergänge aufgefunden worden, von Störungen und Modifikationen der heterotypen Teilungen sowie deren Übergang zu den somatischen. Wenn dies im allgemeinen auch bei Bastarden festgestellt worden ist, so sind die Störungen doch nicht auf sie beschränkt. Ist es schon nicht ganz erwiesen, daß die apogamen Hieracien Bastarde sind (Diskussion bei Winkler 1920), so muß man für die apyrenen Spermagonien der reinen Pygaeraarten doch sicher Nachwirkungen von Kreuzungen ausschließen.

Bally (Bally 1918, S. 222) zieht als Stütze für die Behauptung, daß mangelnde „sexuelle“ Affinität die Ursache des Nichtkonjugierens von väterlichen und mütterlichen artfremden Chromatins ist, die Befunde Federleys bei dessen Pygaerabastarden, besonders bei den Rückkreuzungen, heran. Was wir durch die Untersuchungen von Federley erfahren, ist, daß bei den primären Bastarden die artfremden Chromosomen in der Diakinese meist, aber durchaus nicht immer, nicht konjugieren; ferner, daß die Chromosomen einer Elternart durch den Aufenthalt im artfremden Plasma nicht die Fähigkeit verloren haben, sich im Plasma der reinen Art mit artgleichen Chromosomen zu verbinden. Dies spricht aber m. E. viel mehr dafür, daß bei den Bastarden ein sekundäres Hindernis vorhanden ist, daß in vielen Fällen die Konjugation verhindert, als daß eine sexuelle Repulsion der artfremden Chromosomen stattfindet. Federley hat bei seinen primären Bastarden keine Synapsis aufgefunden und macht dies für die Repulsionshypothese geltend. Aber erstens hat er auch für die rückgekreuzten Bastarde die Synapsis nur einmal gefunden und bei dem wenigen Material, welches ihm zur Verfügung stand, ist es sehr wohl möglich, daß sie auch hier dennoch vorhanden war. Und dann läßt sich nicht wohl einsehen, warum, wenn die Abstoßung so stark ist, daß schon die Synapsis nicht zustande kommt, dann doch noch meistens einige Chromosomenpaare in der Diakinese konjugieren. Auch Bally kann nicht umhin zuzugeben, daß dies nicht die einzigen Gründe für die Unregelmäßigkeiten der Meiosis bei Hybriden sein können, und sich der Meinung Baltzers anzuschließen, von dem er selbst sagt, „daß dieser dazu neigt, in zellmechanischen (oder vielleicht in zellechemischen) Gründen die Ursache für das Zurückbleiben der väterlichen Chromosomen zu erblicken“. Das ist eine ganz andere Sache, und darin stimme ich mit beiden Forschern durchaus überein. So verführerisch also die Hypothese ist, den Mangel

einer Chromosomenkonjugation bei Bastarden auf sexuelle Abstoßung der artfremden Chromosomen zurückzuführen, man muß sie doch wohl fallen lassen.

Auch von einer anderen Hypothese Ballys trennt man sich nur ungern. In seiner Arbeit über die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-Arten (Bally 1918) untersuchte B. deren Zytologie. Er stellt fest, daß die haploide Chromosomenzahl von *Triticum vulgare* 8, die von *Aegilops ovata* 16 ist. Die Chromosomen beider Arten unterscheiden sich durch die Form, indem die von *Aegilops* bedeutend schmaler sind, als die von *Triticum*, die ihrerseits aber eine auffällig starke Variabilität haben, dergestalt, daß man bei mittelstarken Chromosomen nicht sagen kann, welchen von beiden Arten sie angehören. B. fand nun für die Meiosis der Bastarde, daß 24 Chromosomen auftreten, was der Erwartung entspricht. Für die Diakinese hatte er ungünstige Präparate, so daß er nur feststellen konnte, daß sowohl gepaarte, als auch ungepaarte Chromosomen vorkommen. Bei der Telephase der heterotypen Teilung beobachtete B., entsprechend den Ergebnissen bei sonstigen Beobachtungen bei Hybriden, eine verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit der Chromosomen. Für drei Figuren zeigt er, daß die *Triticum*-Chromosomen früher an den Polen sind, als die von *Aegilops*, und stellt damit fest, daß die Möglichkeit gegeben ist, daß die Chromosomen des einen Elters die Pole früher erreichen, als die des anderen. Zu gleicher Zeit gibt er aber an, daß die anderen Chromosomen nachwandern, so daß die Tochterkerne Komponenten beider Arten enthalten. Wie bei vielen anderen Bastarden, werden auch hier manche Chromosomen nicht mit in die Hauptspindel einbezogen und bilden dann größere oder kleinere Nebenerkerne. B. fand, daß es Nebenerkerne gibt, die nur *Triticum*-Chromosomen enthalten und bildet einen solchen Fall ab (Fig. 52), wo ein solcher Nebenkern vier *Triticum*-Chromosomen enthält. Der Pollen des Bastards ist steril, Rückkreuzungen mit Pollen des Weizenelterns gelingen jedoch. Eine solche Rückkreuzung untersuchte Bally und fand die Zahl der Chromosomen bei der heterotypen Teilung in Polstellung als 6. Sie zeigten durchweg *Triticum*-Charakter. B. stellt nun die Hypothese auf, daß sich bei dem primären Bastard die Reduktionsteilung der Makrosporen in gleicher Weise abspielt wie bei den Pollenmutterzellen und sich Tochterkerne bilden können, die ausschließlich *Triticum*-Chromosomen führen. Diese sollen entwicklungsfähig sein, auch wenn sie nur vier Chromosomen besitzen und aus der Befruchtung eines solchen Embryosackzellkerns mit vier Weizenchromosomen mit

einem normalen Weizenpollen mit 8 Chromosomen soll dann eine *Aegilops speltiformis*-Pflanze entstehen, die ihrerseits bei der Reduktionsteilung Keimzellen mit 6 Chromosomen bildet. Durch diese Hypothese will B. die stärkere Fertilität und die größere Weizenähnlichkeit dieser Rückkreuzungspflanzen erklären. Man muß zunächst einmal Atem schöpfen vor einem solchen Hypothesengebäude, ehe man sich die Sache näher ansieht! Da ist zunächst die Möglichkeit zu diskutieren, ob in eine Keimzelle des primären Bastards reines Chromosomenmaterial von *Triticum* kommen kann. Bally bezieht sich mit seiner Behauptung auf seine Figuren 41—43, die heterotype Spindeln darstellen und die er als die bestgelungensten seiner Serien hinstellt. Diese Spindeln sind streng zweipolig. Man sieht an den Polen entweder je vier, oder drei und fünf dicke Chromosomen, die als Weizenchromosomen anzusprechen sind. Die übrigen Chromosomen befinden sich auf dem Wege nach den Polen, so daß man annehmen muß, was Bally an anderer Stelle auch bestätigt, daß sich diese Chromosomen später mit den übrigen vereinigen. Solche Verhältnisse findet man bei vielen Bastarden. Ich habe oft festgestellt, daß versprengte Chromosomen, die gar nicht in die Hauptspindel einbezogen waren, sich noch nachträglich mit den Tochterkernen vereinigten. Aus solchen Figuren kann man also nicht die Möglichkeit ableiten, daß Keimzellen mit reinem *Triticum*-Material entstehen. Es werden nun aber meist nicht alle Chromosomen in die Hauptspindel einbezogen. Von den versprengten können mehrere sich vereinigen und auch größere Nebenkerne bilden. B. gibt in seiner Figur 52 einen solchen Nebenkern, der vier *Triticum*-Chromosomen besitzt. Zugegeben nun, daß sich in immerhin seltenen Fällen solche Nebenkerne bilden können, sind aber die daraus entstehenden Keimzellen befruchtungsfähig? Und wenn ja, warum nur die einer Makrospore, denn die Pollen des primären Bastards haben sich auch bei Rückkreuzungsversuchen als absolut steril erwiesen? Und weiter! Nach allem, was wir wissen, sind die Chromosomen wesensverschieden, individuell, zur Entwicklung eines Individuums gehört doch mindestens ein ganzer Chromosomensatz, ein Genom nach der Terminologie von Winkler. Stellen wir uns auf den Standpunkt von Bally, so gibt es zunächst verschiedene Möglichkeiten. Er nimmt an, daß die in Frage kommenden Embryosackzellen des primären Bastards vier Weizenchromosomen hatten und im Falle der Rückkreuzung mit einem normalen achtchromosomigen Pollen befruchtet wurden. Man kann einmal annehmen, daß zu einem Weizengenom vier, oder daß acht Chromosomen gehören. Da B. aus der ungefähr gleichen Verteilung

der Chromosomen auf die Tochterkerne schließt, daß sie in der Diakinese miteinander konjugiert sind, nehme ich an, daß er die Genomzahl mit vier setzt. Macht man also die weitere Hilfsannahme, daß in die Embryosackzelle des primären Bastards auch gerade vier einen Satz bildenden Weizenchromosome gelangt sind (ganz gewiß ein ungewöhnlich seltenes Vorkommnis!), so wäre *Aegilops speltiformis* trigenomatisch. Im anderen Falle vereinigten sich ein vollständiges Genom von acht, mit einem unvollständigen von vier Chromosomen. Das halte ich für unwahrscheinlich, aber die Möglichkeit ist immerhin gegeben. Nun, der Godronbastard ist fertil. In der Diakinese sind Gemini zu beobachten, dann erscheinen, wie gesagt, sechs Chromosomen in jeder Keimzelle, nach einer gut ausgebildeten Metaphase. Was also ist geschehen? Waren drei Genome vorhanden, so ist anzunehmen, daß zunächst einmal in der Diakinese die homologen Chromosome zwei Genome miteinander vereinigt haben. Man müßte dann für zwei Gemini die sehr gewagte Annahme machen, daß sich zwei nicht homologe Chromosomen miteinander vereinigt haben. Der einzige beobachtete Fall, der hier herangezogen werden könnte, wären die Rosenbergsche Hybriden (Rosenberg 1917) *Hieracium excellens* + *H. auricanticum* und *H. excellens* + *H. pilosella*. Diese Bastarde zeigten immer 18 Gemini. Bei einigen Pflanzen waren die überzähligen Chromosomen entfernt, bei einigen noch vorhanden und zeigten dann manchmal Paarung. Die Herkunft dieser Bastarde ist aber doch wohl noch zu hypothetisch, um daraus theoretische Schlüsse zu ziehen.

Noch schwieriger wird die Sache bei der Annahme, daß sich ein Genom von acht mit einem unvollständigen von vier Chromosomen vereinigt hat. Dann müßten die sechs Chromosomen der Keimzellen der Rückkreuzung einen unvollständigen Satz darstellen und steril sein, was sie aber nicht sind, im Gegenteil zeigen sie gesteigerte Fertilität. Mir scheint also, mit der Ballyschen Hypothese kommt man dem Rätsel des Godronschen Bastardes nicht bei. Es ist hier nicht die Stelle andere Möglichkeiten zu diskutieren.

Ich komme nun zu der Pflanze „E“ meiner Familie 105 des Bastards *lanata-lutea*. Wie oben erwähnt führte die Pflanze in ihren Diakinesekernen 48 voluminöse Doppelchromosomen (Fig. 18) und eine wechselnde Anzahl von sehr kleinen Chromosomenpaaren. Der Bastard *lanata-lutea* führt somatisch $48 + 24 = 72$ Chromosomen. Es haben hier nun die artverschiedenen Chromosome eine ganz auffällig verschiedene Fähigkeit gehabt, chromatische Substanzen zu bilden, resp.

an sich zu reißen. Zieht man die Zahl 48 in Betracht, so scheinen es die *lutea*-Chromosomen gewesen zu sein, die sich auf Kosten der *lanata*-Chromosomen gemästet haben. Diese Mästung hat zu einer vorzeitigen Teilung geführt und vermutlich die Keimzelle wieder in somatische Bahnen gelenkt. Wenigstens wies eine aufgefundene erste Reifungsspindel, die sonst der Beobachtung sehr ungünstig war, eine auffällig breite Äquatorialplatte auf, mit ungepaarten Chromosomen. Eine zweite Reifeteilung (Fig. 21) zeigte zwar viele nachklappende und einige versprengte Chromosomen, doch brachte es die Pflanze mit ihrer Keimzellenausbildung weiter (Fig. 17) als die anderen Bastarde. Ich verkenne nicht, daß mir nur wenige Bilder zur Verfügung standen und man darum aus den zur Verfügung stehenden nicht zu weit gehende Schlüsse ziehen soll, doch spricht der *gigas*-Habitus der Pflanze dafür, daß die Fälle für sie typische waren. Auch diese Befunde bei der Pflanze „E“ scheinen mir eine Stütze für die oben ausgesprochene Hypothese der verschiedenen Aktivität der in den Chromosomen lokalisierten, artspezifischen, das eigentliche Chromatin aufbauenden Enzyme. Jedenfalls führen sie auf das *gigas*-Problem.

Bekanntlich herrscht über die Ursachen der *gigas*-Bildung keine Übereinstimmung. Während Winkler (Winkler 1916) den Riesenhabitus als Funktion der Chromosomenverdopplung betrachtet, nimmt de Vries (de Vries 1901) an, daß Riesenbildung und Chromosomenverdopplung nur Wirkungen einer gemeinsamen, bis jetzt unbekannten Ursache, einer Mutation, sind. Wir kennen jetzt Fälle, wo der Riesenhabitus durchaus nicht mit einer Verdoppelung der Chromosomen zusammengeht, bei welchen die Chromosomen allerdings vielleicht etwas größer sind, als die der Stammart (Gregory 1910; Stomps 1912). Andererseits hat *Primula Kewensis* (Digby 1912) zwar die Chromosomenzahl, aber nicht deren Gesamtvolumen verdoppelt, so daß man hier vielleicht an den Zerfall der Chromosomen in Chromomere denken darf. Was die *Digitalis*-Arten betrifft, so ist ja festzustellen, daß *lutea* kräftiger und großblumiger ist, als die nahe verwandte *mierantha* mit der halben Chromosomenzahl. Doch ist die Sache hier doch nicht so, daß die *lutea* einfach die *gigas*-Form der *mierantha* ist, sondern sie unterscheidet sich von ihr noch in vielen Merkmalen, die nicht mit der *gigas*-Struktur zusammenhängen können. Die Größe ihrer Chromosomen sind übrigens annähernd gleich, soweit man dies bei den sehr kleinen Gebilden feststellen kann. Die Pflanze „E“ der Bastardfamilie 105 der *lanata-lutea* ist nun sehr lehrreich. Ob es sich bei ihr um eine Mu-

tation, eine erbliche Änderung des betreffenden Gens handelt, ist nicht ausgemacht. Man kann ja auch den Gedanken einer Dauermodifikation (Jollos 1914) nicht ganz von der Hand weisen. Ich denke dabei an den möglichen Einfluß von unreifen oder überreifen Keimzellen. Gleichviel ob durch eine Mutation oder eine extreme Modifikation bedingt, die Produktion der Chromatin aufbauenden Enzyme der *lutea*-Chromosome ist hier so erhöht, daß sie in der Phase der Diakinese zu einer Übermästung der Chromosomen geführt hat, die ihrerseits Anlaß zu einer vorzeitigen Spaltung gab. Angenommen, die Pflanze sei fertil, könnte sie wohl die Stammutter einer Riesenlinie (mit nur wenig *lanata*-Einschlag) werden, auch wenn sie ursprünglich nur eine Modifikation war. Dieser Fall wäre in gewisser Beziehung den künstlich hervorgerufenen Chromosomenverdoppelungen Winklers an die Seite zu stellen. Das ist offenbar nur einer der möglichen Fälle. Durch eine genetisch bedingte erhöhte Enzymproduktion kann dasselbe Ziel, eben der Riesenhabitus, auch ohne Chromosomenverdoppelung erreicht werden (Stomps 1919) und andererseits kann trotz Verdoppelung der Chromosomen ein Riesentypus nicht erscheinen, wenn nämlich die Enzymproduktion nach der Minusseite hin verändert ist. Daß Bastardierung zur Verwirklichung aller dieser Fälle günstig ist, liegt auf der Hand, Voraussetzung dazu ist sie nicht.

Ich bin mit meinen Ausführungen zu Ende. Soweit meine Arbeit bisher gediehen ist, hat sie diese Ausblicke erlaubt. Man sieht, daß die interessante Familie *Digitalis* noch mancherlei wertvolle Aufschlüsse verspricht und ich hoffe trotz der Zeitverhältnisse, die den Einzelnen die Schwierigkeiten türmt, in dieser Hinsicht fortarbeiten zu können.

Tafel 1.

Die Zeichnungen wurden entworfen mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparats in Objekttischhöhe Seibert Ölim. 1/16, Oc. II, Fig. 16 u. 18 nach Oc. IV.

Fig. 1. *Dig. micrantha*. Pollenmutterzelle in nicht ganz vollendeter Diakinese.

Fig. 2. *Dig. micrantha*. Diadenkern in zwei Ebenen.

Fig. 3. *Dig. lutea* + *micrantha*. Pollenmutterzelle in Diakinese. Zwei Ebenen. Erste Ebene mit 17, zweite mit 19 Chromosomen.

Fig. 4. *Dig. lanata* + *lutea*. Pollenmutterzelle in Diakinese mit 72 Chromosomen.

Fig. 5. *Dig. lanata* + *lutea*. Makrospore in Diakinese. Drei Ebenen mit 72 Chromosomen.

Fig. 6 u. 7. *Dig. lanata*. Pollenmutterzellen in Diakinese mit 24 Chromosomenpaaren.

Fig. 8. *Dig. lanata*. Diadenkern mit 24 Chromosomen.

- Fig. 9a u. b. *Dig. lanata* + *lutea*. Pollenmutterzellen in zweiter Reifeteilung.
 Fig. 10. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Pollenmutterzelle in Synapsis.
 Fig. 11. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Pollenmutterzellen im Spirem.
 Fig. 12. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Makrospore in Diakinese. Zwei Ebenen mit 24 Chromosomenpaaren.
 Fig. 13, 14, 15a u. b. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Pollenmutterzellen in Diakinese mit 24 Chromosomenpaaren.
 Fig. 16. (Ov. IV.) *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Diadenkern mit 24 Chromosomen.
 Fig. 17. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Makrosporentetrad.
 Fig. 18. (Oc. IV.) *Dig. lanata* + *lutea*. Pflanze „E“. Makrospore in Diakinese. 48 (Doppel)chromosomen und acht kleine Chromosomenpaare.
 Fig. 19. *Dig. purpurea* + *ambigua*. Pollenmutterzelle in erster Reifeteilung.
 Fig. 20. *Dig. purpurea* + *ambigua*. Makrospore im Spirem. Netzwerk durch das Messer herausgerissen.
 Fig. 21. *Dig. purpurea* + *ambigua*. Makrospore in zweiter Reifeteilung.

Literatur.

- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. u. 4. Auflage. Berlin, 1919.
 Bally, W., Die Godronschen Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Vererbung und Cytologie. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 16. 1916.
 Boveri, Th., Zwei Fehlerquellen bei Merogamieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partieller-merogonischer Seeigelbastarde. Arch. f. Entw. 44. 1918.
 Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. 2. Auflage. Jena, 1913.
 Digby, L., The cytologie of *Primula Kewensis* and other related **Primula* Hybrids. Ann. of Bot. Bd. 26. 1912.
 Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, 1918.
 Federley, H., Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachereta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 9. 1913.
 Gates, R., The behavior of chromosomes in *Oenothera lutea* + *gigas*. Bot. Gaz. 48. 1909.
 Geerts, G. M., Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 29. 1911.
 Gregory, R. P., Note on the Histologie of the Giant and Ordinary Forms of *Primula sinensis*. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. Vol. 15. 1910.
 Haase-Bessell, G., Digitalisstudien I. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 16. 1916.
 Haecker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. 7.
 Jollos, V., Über Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 12. 1914.
 Lidferas, B., Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 12. 1914.
 Lundgardh, H., Zur Kenntnis der heterotypen Kernteilung. Archiv f. Zellforschung. Bd. 13. 1914.

- Millardet, Note sur 1, Hybridation sans Croisement ou faux hybridation. Mém. Soc. science phys. et nat. de Bordeaux. 4. Sér. 4. 1894.
- Pellew, C. and Durham, F. M., The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis* and its allies. Journ. of Genetics. 5. 1916.
- Renner, O., Versuche über die genetische Kontitution der *Oenotheren*. Zeitschr. Abst. u. Vererbgs. Bd. 18. 1917.
- Rosenberg, O., Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* + *rotundifolia*. Kgl. Svebska Vet. Ak. Handl. '43. 1909.
- Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk. botan. Tidskr. Bd. 11. Refr. v. Tischler. Zeitschr. Abst. u. Vererbgs. 17,
- Strassburger, E., Typische und allotypische Kernteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 42. 1905.
- Stomps, Th. J., Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. Biol. Centralbl. 36. 1916.
- Gigasmutation mit und ohne Verdopplung der Chromosomenzahl. Zeitschr. Abst. u. Vererbgs. Bd. 21. 1919.
- Tischler, G., Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 25. 1907.
- Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1906.
- Vries, H. de, Mutationstheorie. 1901—1903.
- Winkler, H., Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei botanicae. Bd. 2. 1908.
- Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena, 1920.
- Winge, Ö., Studier over Planterigeta Chromosomtalag Chromosomernes Betydnings. Refr. v. Tischler. Zeitschr. Abst. u. Vererbgs. 19.
- The chromosomes. Their numbers and general importance. Comptes-rendus des travaux du Laboratoire de Carlsberg. Vol. 13. 1917.

Korrelation und Artbegriff.

Von **Bernhard Dürken**, Göttingen.

(Eingegangen am 1. Januar 1921.)

Es ist unter allen Umständen sehr zu begrüßen, daß man in der Paläontologie den Versuch macht, biologische Gesichtspunkte und Maßstäbe zu verwerten und dadurch die Untersuchung fossilen Materials fruchtbringender zu gestalten. Die damit betretene Brücke zwischen Paläontologie und Biologie wird sicherlich zu gegenseitiger Anregung führen, und man wird so dazu kommen, manche Dinge unter ganz neuem Gesichtswinkel zu betrachten. Wedekind (7) hat wohl zuerst Betrachtungsweisen der modernen Biologie auf fossiles Material angewandt, und vor kurzem hat S. von Bubnoff (2) einen in gleicher Richtung gehaltenen Aufsatz veröffentlicht.

Auch die in letzterem enthaltenen Anregungen sind sicherlich sehr wertvoll. Es ist aber erklärlich und bedeutet für den Verfasser keinen Vorwurf, wenn in solchen grundlegenden Ausführungen noch nicht alles unbedingt klar und stichhaltig ist. Endgültiges in der Verknüpfung zwischen Paläontologie und Biologie läßt sich wohl nur durch Erörterung von beiden Seiten erreichen, und deshalb dürfte es angebracht sein, daß auch einmal der Biologe zu den von Bubnoff angeregten Fragen Stellung nimmt.

Bubnoff sucht durch Berücksichtigung biologischer Gesichtspunkte brauchbare Maßstäbe für die Abgrenzung der systematischen Art zu gewinnen. Ist die Artbegrenzung schon am rezenten Material oft mit Schwierigkeiten verbunden, so gilt das in erhöhtem Maße für fossiles Material. Der Verfasser unternimmt den Versuch, von den hier lediglich zur Verfügung stehenden äußerlichen Merkmalen zu inneren vorzudringen, d. h. als Kriterium für die Artbegrenzung die genotypische Beschaffenheit zu setzen, welche aus den phänotypischen Merkmalen zu

erschließen ist. Auf diese Weise soll der Artbegriff mehr und mehr der Willkürlichkeit entkleidet und auf eine natürliche Grundlage gestellt werden. Im Grunde genommen soll das genotypisch Gleiche zu ein und derselben Art, das genotypische Ungleiche zu verschiedenen Arten gehören.

Es fragt sich nun, ob die vorgeschlagenen Wege zur Erkenntnis der genotypischen Verschiedenheit vom biologischen Standpunkte aus gangbar sind und inwieweit überhaupt genotypische Unterschiede als Artgrenzen in Betracht kommen. In letzterer Hinsicht ist Rücksicht zu nehmen auf den biologischen Artbegriff, da es letzten Endes darauf ankommen wird, die fossile Art möglichst gleichwertig der rezenten zu umgrenzen; falls das überhaupt möglich ist.

Die Schwierigkeiten der Abgrenzung betreffen naturgemäß vor allem einander nahestehende Formen, die sich nur durch verhältnismäßig wenige Merkmale unterscheiden. Ob man sie verschiedenen Gattungen und Arten oder bloß verschiedenen Rassen zuteilen soll, ist zunächst etwas ganz Willkürliches, namentlich dann, wenn man sich wie bei fossilem Material nur auf den Phänotypus stützen kann.

Aber gerade diese Willkürlichkeit muß möglichst beseitigt werden, nicht bloß um die Systematik auf eine möglichst natürliche Grundlage zu stellen. — das wäre schließlich gar nicht so wichtig — sondern um über bloße Systematik hinauszukommen. In der Biologie pflegt man hier die Möglichkeit der Erzeugung fruchtbarer Nachkommen als Kriterium anzuwenden; für die Paläontologie hat Wedekind durch Anwendung mendelistischer Betrachtungsweise — Formen, welche miteinander mendeln, gehören zu einer Art — einen bemerkenswerten Versuch gemacht.

Vor allem wichtig aber ist die Frage, ob sich an fossilem Material überhaupt genotypische Unterschiede feststellen lassen. In der Biologie benutzt man dafür die Erblichkeitsverhältnisse, in der Paläontologie läßt sich nach dem Vorgange von Wedekind, dem Bubnoff sich anschließt, vielleicht die Variationsstatistik verwenden.

Die nicht genotypisch bedingte Variantenverteilung folgt der Binalkurve; umgekehrt kann man sagen, wenn die Variation einer größeren Anzahl von im übrigen gleichen Individuen sich dieser Kurve fügt, stimmen diese genotypisch überein, wir dürfen und müssen sie sogar zu einer Art rechnen, selbst bei großen Unterschieden der Plus- und Minusabweicher. Dem wird man in gewissem Maße zustimmen können. Nun aber kommen Schwierigkeiten.

Denn die Variationskurve kann zwei- oder mehrgipfelig werden. Liegen nur geringe Unregelmäßigkeiten der Kurve vor, so wird man sich bei fossilem Material nicht allzusehr daran stoßen, da es wohl kaum möglich sein wird, den Grund für die Abweichung zu ermitteln. „Wo aber größere Abweichungen von der Regelmäßigkeit der Kurve bestehen, wird man sich die Frage nach der Trennung der Arten vorlegen müssen.“ Denn diese stärker ausgeprägte Mehrgipfeligkeit kann auf genotypischen, d. h. auf Artunterschieden beruhen. Naturgemäß handelt es sich um sehr nahestehende Arten, sonst würde man ja von vornherein gar nicht dazu kommen, das betreffende Material einheitlich zu behandeln.

Nach Bubnoff gibt es nun ein Mittel, in solchen Fällen die Entscheidung herbeizuführen, ob eine Auflösung in zwei Arten zu erfolgen hat, und dieses Mittel ist gegeben in dem „Vergleichen des Verhaltens verschiedener Merkmale innerhalb einer Individuengruppe oder in ihrer Korrelation“.

Um den systematischen Wert einer Formveränderung beurteilen zu können, muß man zwei Maßstäbe anwenden: „1. Die Häufigkeit einer Formänderung, gemessen an der Hand der variationsstatistischen Kurve. 2. Den Wert einer Formänderung, gemessen an der Hand des korrelativen Prinzips.“ Dieses Prinzip, das sich nach Bubnoff durch den Vergleich nahestehender Arten ergibt, besagt: „innerhalb der Art variieren die Merkmale jedes für sich, unabhängig von den anderen, innerhalb einer nahe verwandten Artgruppe variieren sie korrelativ“.

Solche „Korrelationen“ äußern sich darin, daß beispielsweise verschiedene Merkmalsänderungen des Schalenbaues und der Skulptur Hand in Hand gehen. So kann etwa eine besondere Form der Schalenmündung stets mit einer besonderen Art der Berippung verbunden sein.

Nur wenn ein Merkmal ein solches „korrelatives“ Verhalten zu anderen Merkmalen zeigt, gibt es die Berechtigung, die betreffende Form als besondere Art von den übrigen nahestehenden abzugrenzen. Zeigt nur ein Merkmal für sich eine abgeänderte Ausbildung, so haben wir es nur mit einer zufälligen Variante zu tun, die keinen Spezieswert besitzt.

Die Begründung für eine solche Anwendung des „korrelativen Prinzips“ ist darin zu suchen, daß nur „festgewordene, genotypische Veränderungen eines Merkmals entsprechende der anderen nach sich ziehen; individuelle Varianten sind auf die Korrelation ohne Einfluß“. Und als Artgrenze sind eben nicht durch äußere Faktoren oder zu-

fällig abgeänderte phänotypische Merkmale zu benutzen, sondern genotypische, die phänotypischen lediglich als Symptome für letztere. Wenn nämlich zwischen zwei oder mehreren Merkmalen eines Tieres eine gesetzmäßige Verknüpfung besteht, so „wird mit einer grundsätzlichen, konstanten Änderung der einen Eigenschaft auch eine ihr entsprechende der anderen verbunden sein; d. h. ist die Veränderung eines Merkmals erblich fest, „genotypisch,“ so wird sich auch das andere, durch Korrelation mit ihm verbundene, den neuen Verhältnissen konstant anpassen. Ist die eine Veränderung dagegen nur eine zufällige Variante, so braucht sie nicht unmittelbar bei ihrem einmaligen individuellen Auftreten mit einer Korrelationsänderung des anderen Merkmals verbunden zu sein.“

Wirkliche Unterschiede zwischen zwei Formen liegen also nur vor, wenn das korrelative Prinzip zur Geltung kommt.

Bubnoff findet dieses Prinzip bestätigt bei genauer Untersuchung mehrerer nahestehender Arten. „Die Messung ergab das überraschende, aber unzweifelhafte Resultat, daß innerhalb der Varianten einer Art diese Korrelation nicht vorhanden ist, daß jedes Merkmal für sich variiert und keineswegs notwendig mit entsprechenden Änderungen eines anderen verknüpft ist.“

Etwas Überraschendes ist aber zunächst wohl darin gar nicht zu erblicken, denn das stetige, gleichzeitige Vorhandensein mehrerer bestimmter Merkmale bei den verschiedenen Arten, die innerhalb der einzelnen Art jedes für sich eine gewisse Variationsbreite zeigen, beruht ja lediglich auf der Definition des Artbegriffs.

Durch ein einziges Merkmal wird man im allgemeinen keine besondere Art begründen, sondern man wird sie durch mehrere Merkmale, die naturgemäß dann immer vorhanden sind, bestimmen. Es kann also gar nicht wundernehmen, wenn man dann bei Untersuchung gut begrenzter Arten nun tatsächlich stets mehrere bestimmte Merkmale antrifft. Das ist ja lediglich die Umkehrung der Definition. Wenn bei den Varianten innerhalb der Art das eine oder andere Merkmal schwächer ausgebildet vorgefunden wird, so ist das auch zunächst nur eine Definitionsumkehrung, da man auf einem variierenden Merkmal noch keine selbständige Art zu begründen pflegt. Größeres Interesse beansprucht lediglich die Erscheinung an sich, daß mit einem bestimmten Merkmal a ein ganz bestimmtes Merkmal b verbunden zu sein pflegt, bei den Ammoniten etwa hohe Form der Mündung mit dichter Berippung. Die Verknüpfung dieser Erscheinung mit der Artumgrenzung hat zunächst durchaus etwas Willkürliches.

Ob ihre Bedeutung für diesen Zweck über das Willkürliche hinausgeht, kann nur die Untersuchung des Zustandekommens jener Merkmalsverbindung ergeben. Eine solche Untersuchung ist aber am fossilen Material nicht möglich, auch nicht, wenn man die ontogenetische Entwicklung der Schalenform berücksichtigt, denn über die Ursachen dieser besonderen Entwicklung erfahren wir dadurch nichts. Vielmehr müssen wir dabei unsere Erfahrungen an rezenten, lebenden Objekten zu Hilfe nehmen.

Für die Merkmalsverknüpfung der Ammoniten hat man die Bezeichnung „Korrelation“ gebraucht, deren Zustandekommen nach Bubnoffs Ansicht in der genotypischen Beschaffenheit des Organismus begründet ist. Gerade deswegen wird ja eine solche „Korrelation“ als natürliche Artgrenze angesehen. Es kommt also darauf an, zunächst Klarheit über den Korrelationsbegriff zu schaffen und dann zu prüfen, inwieweit korrelatives Verhalten von Merkmalen mit dem biologischen Artbegriff in Beziehung steht. Ergeben sich dort bestimmte Beziehungen und können wir an fossilen Objekten Korrelationen nachweisen, so ist allerdings ein Mittel gegeben, die paläontologische Artbegrenzung der biologischen wenigstens anzunähern. Wenn diese letztere auch keineswegs frei von Willkürlichkeiten ist, so wäre damit doch ein großer Vorteil erreicht.

Was ist nun Korrelation und insbesondere, fällt die erwähnte Merkmalsverknüpfung bei den Ammoniten unter diesen Begriff?

Der ursprünglich klare Korrelationsbegriff hat mit der Zeit seine Schärfe verloren, da man ganz verschiedene Erscheinungen, mit denen man sonst nichts anzufangen wußte, darin unterbrachte. So ist es erklärlich, daß auch eine gewisse Verschiebung seiner Bedeutung eingetreten ist, wenn man sich darüber auch meistens nicht völlig klar zu sein scheint. Es ist aber unbedingt notwendig, stets mit klaren und eindeutigen Begriffen zu arbeiten. Daher ergab sich schon früher die Notwendigkeit einer Überarbeitung des Korrelationsbegriffs, die ich unter Berücksichtigung der historisch gewordenen Verschiebung seines Inhaltes vorgenommen habe (5; S. 111—143). Maßgebend für die Revision des Korrelationsbegriffs war vor allem die Tatsache, daß schon lange ein kausales Moment hineingelegt war, daß es sich vor allem ferner um eine Wechselbeziehung handelt. Das letztere ist keineswegs immer berücksichtigt worden. Die nähere Untersuchung wirklicher Wechselbeziehungen von Teilen eines Lebewesens führte dazu, die ganze Masse der Erscheinungen, welche bisher auf Grund unklarer Vorstellung ohne

kritische Sonderung den „Korrelationen“ eingereiht wurden, in mehrere besondere Gruppen zu zerlegen, die zwar gewisse Zusammenhänge miteinander haben, aber doch scharf genug geschieden sind, um eine klare Übersicht zu bekommen. Hier kann es sich nur um eine kurze Aufzählung dieser Gruppen handeln; nähere Ausführungen und Begründungen findet man an dem angeführten Orte.

Zunächst ist zu nennen die Relation, d. h. einseitige Abhängigkeit eines Teiles oder Organes in seiner Form oder sonstigen Differenzierung von irgendwelchem Faktor, der im Organismus selbst oder auch in der Umwelt gelegen sein kann. Eine Abänderung dieses Faktors oder auch Fortfall desselben zieht eine entsprechende Abänderung jenes Teiles oder Organes oder, wie man mit Rücksicht auf Zwecke der Systematik sagen wird, des betreffenden Merkmals nach sich. Dieses Merkmal oder Organ hat seinerseits aber gar keinen Einfluß auf die Beschaffenheit des beherrschenden Faktors; wird das Organ oder der betreffende Teil dieses Organs durch einen dritten Umstand abgeändert, so bleibt doch jener Faktor völlig unberührt davon. Diese einseitige Abhängigkeit kann direkt bewirkt werden durch einen Bildungsreiz, gegebenenfalls durch einen formativen Reiz¹⁾, oder aber die Abhängigkeit ist nur mittelbar bedingt, jedenfalls aber ohne Beteiligung eines Bildungsreizes. Im ersteren Falle spricht man zweckmäßigerweise von echter, im letzteren von unechter Relation. Eine echte Relation liegt beispielsweise vor in der Entwicklungsabhängigkeit der Augenlinse vom embryonalen Augenbecher bei *Rana fusca* oder *Hyla arborea*, eine unechte in der Abhängigkeit eines sekundären Geschlechtsmerkmals von der Keimdrüse, z. B. der Daumenschwiele bei *Rana fusca* ♂ oder des Geweihs beim Reh vom Zustand des Hodens.

Dann ist hervorzuheben die Korrelation, d. h. die wechselseitige Abhängigkeit zweier oder mehrerer Teile oder Merkmale in ihrer Ausgestaltung voneinander. Die Änderung oder der Fortfall eines dieser in einer „Kette“ oder in einem „Komplex“ zusammengeschlossenen Teile hat eine entsprechende Änderung oder gar auch den Fortfall der korrelativ zugehörenden anderen Teile zur Folge. Wenigstens dem Prinzip nach ist die Korrelation umkehrbar, da es sich um wirkliche Wechselbeziehungen handelt. Die Mittel, durch welche die gegenseitige Beeinflussung der einzelnen Komponenten eines „Korrelationskomplexes“ bewerkstelligt wird, können ungleiche sein, ganz entsprechend dem, was

¹⁾ Vergl. über diese Reizwirkungen Dürken, 5; S. 242 ff.

bereits bei der Relation gesagt wurde. Entweder handelt es sich um das Spiel von Bildungsreizen, so daß die gegenseitige Abhängigkeit direkt von Komponent zu Komponent bewirkt wird, dann spricht man zweckmäßigerweise von echter Korrelation: oder solche unmittelbare Reizwirkungen zwischen den einzelnen Korrelationskomponenten liegen nicht vor; die Einwirkung des einen auf den anderen und umgekehrt kann unter Umständen auch dann zwar eine direkte sein, aber sie ist nie eine Reizwirkung: in einem solchen Falle bezeichnet man das Abhängigkeitsverhältnis am besten als unechte Korrelation. Um ein Beispiel echter Korrelation anzuführen sei hingewiesen auf die wechselseitige Abhängigkeit der Entwicklung von Extremitäten und Nervensystem bei *Rana fusca*: ein Fall unechter Korrelation liegt vor in der gegenseitigen Abhängigkeit der beiden $\frac{1}{2}$ Blastomere in der Entwicklung von *Rana fusca*. Die enge Aneinanderlagerung dieser beiden ersten Furchungszellen bewirkt rein mechanisch die Beibehaltung der einmal gegebenen Anordnung der Eisubstanzen, in deren Folge dann aus jeder der Zellen die rechte oder linke Hälfte des Embryos entsteht; wenn dagegen durch Lockerung der Lagerungsbeziehung eine Umordnung der Eisubstanzen herbeigeführt wird, geht aus jedem $\frac{1}{2}$ Blastomer ein ganzer Embryo hervor. Durch unechte Korrelation wird in der normalen Ontogenese eine solche Doppelbildung verhindert. Die erwähnte echte Korrelation zeigt sich darin, daß beim Fehlen der Extremitätenanlage bestimmte Teile des Zentralnervensystems nicht zur Entwicklung kommen und daß umgekehrt bei entsprechender Defektbildung im Nervensystem die Ausbildung der Extremitäten mangelhaft wird oder ganz ausfällt.

Außer Relation und Korrelation kann man aber nun noch andere Beziehungen von Teilen des Organismus feststellen. Diese noch zu erwähnenden Beziehungen faßt man am besten zusammen unter der Bezeichnung Kombination. Unter der Kombination von Teilen oder Merkmalen ist zu verstehen eine stetige Zusammengehörigkeit derselben; man könnte auch von einer Koordination der Teile reden, d. h. von deren gleichzeitigem stetigen Zusammensein. Dieses stetige gleichzeitige Auftreten teilen die kombinierten Merkmale mit den korrelativ gebundenen, sie unterscheiden sich aber dadurch von letzteren, daß die gegenseitige Abhängigkeit fehlt. Die Kombination beruht vielmehr auf der gleichzeitigen Abhängigkeit mehrerer „Komponenten“ von ein und demselben nicht in einem dieser Komponenten gelegenen Moment.

Bei oberflächlicher Betrachtung kann eine Kombination den Eindruck einer Korrelation erwecken, aber bei näherer Prüfung erkennt

man stets, daß keine wirkliche, sondern nur eine scheinbare Korrelation vorliegt.

Es ist leicht einzusehen, daß eine Kombination auf verschiedenem Wege zustande kommen kann, so etwa dadurch, daß mehrere Teile zu ein und demselben ursächlichen Moment in Relation stehen. Dann haben wir es mit einer kombinierten Relation zu tun. Oder das stetige gleichzeitige Vorkommen mehrerer Merkmale liegt in der Beschaffenheit der Erbmasse begründet, ohne daß zwischen den Merkmalen selbst irgendwelche Abhängigkeiten bestehen, wie solche auch bei der kombinierten Relation durchaus fehlen. Einige Beispiele werden das Gesagte am besten erläutern. In Kombination stehen z. B. mehrere sekundäre Geschlechtscharaktere, deren jeder für sich von den Hormonen der Gonade abhängig ist, wie das für Wirbeltiere zutrifft; eine Kombination bilden ferner mehrere für ein und dieselbe Funktion spezialisierten Organe, beispielsweise Wirbelsäule und Brustbein beim Vogel in ihrer Ausgestaltung für die Flugfunktion. Diese gleichzeitige in bestimmter Weise spezialisierte Beschaffenheit vom Brustbein und Wirbelsäule, etwa bei den Carinaten, ist aber erblich und darum in der Beschaffenheit der Erbmasse begründet. Den gleichen Grund aber haben alle die mannigfaltigen sogenannten „Vererbungskorrelationen“, wie sie uns namentlich beim Vergleich verschiedener Rassen entgegentreten, Erscheinungen, für welche nunmehr also die Bezeichnung Kombination zu gebrauchen ist, da in dem Begriff Korrelation ein ursächliches Moment gelegen ist, das den mit der alten Bezeichnung „Vererbungskorrelationen“ belegten Merkmalsbindungen vollständig abgeht. Es ist nicht zugänglich, immer noch ein und dieselbe Bezeichnung für mehrere Erscheinungen zu gebrauchen, wenn man erkannt hat, daß es sich um wesentlich voneinander verschiedene Dinge handelt, wie hier bei echten Korrelationen einerseits und Kombinationen andererseits. Ursprünglich allerdings umfaßte der Korrelationsbegriff lediglich das stetige Zusammentreffen bestimmter Bildungen ohne Berücksichtigung des wechselseitigen kausalen Moments, aber das hängt ohne weiteres zusammen mit dem derzeitigen Stand der Forschung, denn zu Cuviers Zeiten waren derartige entwicklungsmechanischen Bindungen, wie wir sie jetzt als echte Korrelationen kennen, noch nicht in ihrem Wesen ermittelt. Die Cuviersche Korrelation ist ein rein morphologischer Begriff, der moderne Korrelationsbegriff dagegen ist ein entwicklungsmechanischer. Der morphologische Begriff der Korrelation ist nunmehr als Kombination bezeichnet worden, denn bei der Kombination ist in erster Linie die Zu-

sammengehörigkeit in deskriptivem Sinne gemeint. Schon lange enthielt der Korrelationsbegriff ein kausales Moment, nur wurden auch immer noch Bindungen ohne gegenseitigen Kausalnexus damit bezeichnet. Es erscheint aber durchaus angebracht, der historischen Entwicklung folgend die alte Bezeichnung Korrelation für den jüngeren entwicklungsmechanischen Begriff beizubehalten und für die aus seinem Bereich auszuschheidenden Erscheinungen die Bezeichnung Kombination durchzuführen. Es ist unzulässig, immer noch ganz ungleiche Dinge bunt durcheinander in denselben Topf zu werfen.

Relation, Korrelation, Kombination zeigen nun allerdings gewisse Beziehungen, da Relationen und Korrelationen das Vorkommen von Kombinationen verursachen können. Am einfachsten kommt das in nachfolgendem Schema zum Ausdruck, das die im vorstehenden geschilderte Einteilung des ganzen Erscheinungsgebietes wiederholt (vergl. 5: S. 12).

Nicht unter die Korrelationen aufzunehmen sind wechselseitige Beziehungen von Organfunktionen, wie sie etwa zwischen Atmung und Herztätigkeit bestehen. Dafür ist ein besonderer Begriff zu bilden,

Relation (einseitige Abhängigkeit)	Kombination (stetige Zusammengehörigkeit)		Korrelation (wechselseitige Abhängigkeit)
Einfache Relation Abhängigkeit nur eines morpho- logischen Komponenten.	Kombinierte Relation Gleichzeitige Abhängigkeit mehrerer morphologischer Komponenten von ein und demselben nicht in einem jener Komponenten gelegenen Moment.	Scheinbare Korrelation	Wirkliche Korrelation Gegenseitige Abhängigkeit mindestens zweier morphologischer Komponenten voneinander.
	Echte Kombination Die Kombination ist unmittelbar begründet in der genotypischen Beschaffenheit des Organismus.	Unechte Kombination Die Kombination beruht auf mehreren nebeneinander bestehenden Relationen oder Korrelationen.	
Echte Relation Abhängigkeit direkt bewirkt durch Bildungsreiz.	Unechte Relation Abhängigkeit entweder mittelbar bewirkt oder ohne Beteiligung eines Bildungsreizes.	Unechte Korrelation Abhängigkeit ohne Beteiligung eines unmittelbar zwischen den Komponenten wirkenden Bildungsreizes.	Echte Korrelation Abhängigkeit direkt bewirkt durch Bildungsreiz.

den man mit Rhythmus oder unter Umständen mit Syrrhythmus benennen könnte.

Kombinationen sind naturgemäß sehr häufig. Sie liegen ja stets dann vor, wenn zwei oder mehr Charaktere in einem Organismus regelmäßig miteinander verbunden sind. Man kann wiederum zweierlei Gruppen von Kombinationen unterscheiden. Die erste derselben ist gegeben in dem Vorhandensein mehrerer Organe, die in anderen Fällen regelmäßig fehlen, die zweite in der gleichzeitigen besonderen Ausgestaltung solcher Organe, die in anderen Fällen, wo sie auch vorhanden sind, eine andere gemeinsame Ausgestaltung aufweisen. Man kann also aus dem Vorhandensein des einen Kombinationskomponenten auf das Vorhandensein des oder der anderen, aus seiner besonderen Ausgestaltung auf eine ganz bestimmte besondere Ausgestaltung des oder der anderen schließen. Um ein Beispiel für die erste Gruppe zu nennen, so kann man aus dem Vorhandensein der *Chorda dorsalis* auf das Vorhandensein von Schlundspalten schließen; diese beiden Organe stehen in Kombination. Die zweite Art von Kombination wird z. B. angetroffen in den Beziehungen zwischen der besonderen Beschaffenheit des Brustbeines und der Schwanzwirbelsäule beim Vogel; mit der *Carina sterni* ist stets eine bestimmte Verschmelzung der letzten Schwanzwirbel zum Urostyl kombiniert.

Nachdem nun so die Begriffe klargestellt sind, handelt es sich hier weiterhin um folgende Fragen:

1. In welchen Beziehungen stehen die durch Relation, Korrelation und Kombination gebundenen Organe oder Merkmale zur genotypischen Beschaffenheit?
2. Welche Rückschlüsse lassen Relation, Korrelation, Kombination auf den Genotypus zu?
3. Woran erkennt man, ob eine Relation oder Korrelation einerseits und eine Kombination andererseits vorliegt?
4. In welchen Beziehungen stehen Relation, Korrelation, Kombination zum biologischen Artbegriff?
5. In welchen Beziehungen steht der Genotypus zum Artbegriff?

Die Beantwortung der ersten Frage ergibt sich aus der Begriffsbestimmung. Die in Relation oder Korrelation stehenden Teile zeigen, wie man es ausdrücken kann, nur mittelbare Beziehung zum Genotypus, wenn man darunter den Inbegriff aller erblichen Anlagen versteht. Denn die besondere Ausbildung der relativ oder korrelativ gebundenen Organe oder Merkmale ist nur mittelbar in den Erbanlagen bedingt; eine voll-

ständige unmittelbar zur Auswirkung kommende Anlage besteht dafür nicht, denn jene besondere Ausbildung wird erst dadurch verwirklicht, daß die kausalen Abhängigkeiten in den Entwicklungsgang eingreifen, nicht aber durch einfache Evolution unmittelbar präformierender Anlagen.

Soweit Kombinationen auf kombinierten Relationen oder auf mehreren nebeneinander bestehenden Korrelationen beruhen, gilt für sie durchaus das gleiche. Kombinationen können aber auch darin begründet sein, daß die besondere Ausbildung zweier oder mehrerer Organe oder auch deren Anwesenheit oder Fehlen unmittelbar erblich ist, daß also für das Zustandekommen dieser Bildungen weder äußere Faktoren noch relative oder korrelative Beziehungen maßgebend sind. Ein solcher Fall liegt z. B. vor in der Kombination von Chorda dorsalis und Schlundspalten aber auch in der Kombination von carinatem Brustbein und Urostyl beim Vogel. Bei einer solchen Sachlage steht die Kombination in engster Beziehung zum Genotypus, sie ist dann nichts anderes als dessen Realisation zu wahrnehmbaren Außeneigenschaften und kann ohne weiteres als Symptom für die besondere Art des Genotypus aufgefaßt werden. Es dürfte zweckmäßig sein, diese letzteren Kombinationen als echte den unechten gegenüberzustellen, welche durch kombinierte Relationen oder mehrfache Korrelationen bedingt sind.

Aus diesen Beziehungen können wir die Beantwortung der zweiten Frage herleiten, ob das Vorhandensein oder Fehlen einer Relation, Korrelation oder Kombination einen Rückschluß erlaubt auf die genotypische Beschaffenheit. Nehmen wir den Fall, daß zwei im übrigen gleiche Objekte sich dadurch unterscheiden, daß die Ausbildung zweier bestimmter Organe bei beiden verschieden ist. Dann haben wir also eine Abweichung in zwei Merkmalen. Beruht nun die besondere Ausbildung der beiden Merkmale in dem einen Falle auf Relation, Korrelation oder unechter Kombination, so folgt aus der abweichenden Ausbildung in dem anderen Falle keineswegs etwas für die genotypische Beschaffenheit der beiden Objekte; beide können durchaus den genau gleichen Genotypus besitzen. Es braucht nur in dem einen Falle die Wirkung der Relation oder Korrelation gestört zu sein, sei es durch äußere Faktoren, sei es durch irgendwelche Vorgänge innerhalb des Organismus, und es ergeben sich zwei verschiedene, in zwei Merkmalen (oder auch in mehreren) differente Formen. Anders liegen nun die Verhältnisse, wenn die besondere Ausbildung der beiden Organe oder Merkmale auf echter Kombination beruht. Dann weist die abweichende Ausbildung der beiden Objekte auf einen jeweils anderen Genotypus

hin. In diesem Falle, und nur in diesem also erlaubt die verschiedene, aber kombinierte Ausbildung zweier oder mehrerer Merkmale einen Rückschluß auf den Unterschied des Genotypus der zu vergleichenden Formen.

Woran erkennt man nun aber, ob die Bindung zweier oder mehrerer Merkmale aneinander auf Relation, Korrelation oder Kombination beruht, insbesondere ob echte Kombination vorliegt? In manchen Fällen vermag die bloße Überlegung hier eine Entscheidung zu fällen, namentlich dann, wenn auf der einen Seite das Vorhandensein bestimmter Organe auf der anderen ihr Fehlen als Merkmal in Betracht kommt. So wird man wohl ohne weiteres mit Recht annehmen können, daß das aneinander gebundene Vorkommen von Schlundspalten und Chorda bei Wirbeltieren eine echte Kombination darstellt, und daß das Fehlen dieser Organe oder mit anderen Worten dieser Kombination bei anderen Tieren, etwa bei den Würmern, eben darum auf genotypischen Differenzen beruht. Wenn es sich aber nicht um derartig einschneidende Unterscheidungsmerkmale handelt, sondern nur um feinere Unterschiede derselben Organe, so kann meist nur das Experiment mit Sicherheit Klarheit darüber bringen, ob die vorliegenden Merkmalsbindungen jeweils auf Relation und Korrelation oder auf echter Kombination beruhen. Unter Umständen genügen hier wohl auch vergleichende Überlegungen, namentlich wenn für die fraglichen Verhältnisse Analogien zu Versuchen möglich sind oder wenigstens allgemeine Versuchserfahrungen vorliegen. Beispielsweise sind noch keine direkten Versuche darüber angestellt worden, ob *carinates* Brustbein und *Urostyl* des Vogels korrelativ oder kombinatorisch gebunden sind. Wohl aber wissen wir, daß die Funktion die Struktur und Form des Knochens beeinflußt und daß ferner jene besonderen Skeletverhältnisse erblich sind, d. h. mit anderen Worten ursprünglich lag eine kombinierte Relation zur Flugfunktion vor, die aber irgendwie erblich, d. h. unmittelbar genotypisch bedingt geworden ist, so daß es sich nunmehr um eine echte Kombination handelt. Wo aber eine derartige oder sinngemäß entsprechende Begründung der Entscheidung nicht herbeizuführen ist, muß das Experiment herangezogen werden. Nach Möglichkeit ist der Versuch an dem fraglichen Objekt selbst auszuführen, weil bei Analogien, wenn sie über allgemeine Überlegungen hinausgehen, stets in hohem Grade Vorsicht geboten ist. Denn es hat sich gezeigt, daß bei einem Objekt eine Relation vorliegen kann, die bei einem sehr nahe verwandten durch eine Kombination ersetzt ist (5: S. 260). Man könnte vielleicht auf

den Gedanken kommen, daß hier die Variationsstatistik helfend eingreifen könnte, darauf etwa fußend, daß korrelativ bedingte Abweichungen im ganzen seltener vorkommen dürften als kombinatив bedingte. Hin und wieder mag das zutreffen, kann aber ganz und gar nicht als Regel angesehen werden. Denn man denke nur an die durch Relationen zu Umweltfaktoren bedingte ungleiche Ausbildung von Jahreszeitenformen der Schmetterlinge. Die oft außerordentlich voneinander abweichenden Frühjahrs- oder Sommer-, Regenzeit- oder Trockenzeit-Varietäten sind genotypisch einander völlig gleich, in ihrer Häufigkeit stehen aber die beiden Abweichungen einander nicht nach. Über die Häufigkeit einer Bildung gibt die Variationsstatistik Aufschluß, nicht aber über deren Wertigkeit, höchstens daß sie durch eine auffallende Häufigkeitsziffer zu näherer Untersuchung darüber anregt.

In einem Falle allerdings vermag die Statistik doch einen gewissen Aufschluß zu geben, nämlich dann, wenn echte Kombination vorliegt. Die in solcher Weise gebundenen Merkmale können unabhängig voneinander in ganz erheblichem Maße variieren, was bei korrelativer Bindung nicht derartig möglich ist. Denn die letztere ist eine kausale Verknüpfung; jedes zum Korrelationsbereich gehörende Merkmal ist die Ursache für die Ausgestaltung des anderen und umgekehrt. Wird die Ursache geändert, so ändert sich die Wirkung. Ein unabhängiges Variieren ist daher für die echte Kombination kennzeichnend, bei der die verbundenen Merkmale nicht im Verhältnis von Ursache und Wirkung stehen.

Weiter ist nun festzustellen, in welchen Beziehungen Relation, Korrelation und Kombination zum biologischen Artbegriff stehen. Dabei ist vor allem darauf Wert zu legen, ob die Bindung der gleichen Organe aneinander innerhalb der Art eine andere ist als innerhalb einer nahe verwandten Artgruppe: oder, um insbesondere das Kriterium Bubnoffs zu berücksichtigen, ob es zutrifft, daß „innerhalb der Art die Merkmale jedes für sich, unabhängig von den anderen, innerhalb einer nahe verwandten Artgruppe korrelativ variieren“.

Betrachten wir zuerst das Verhalten der Relationen und Korrelationen. Würde deren Bindung innerhalb der Art eine andere sein als innerhalb der Artgruppe, im besonderen, wenn diese Verschiedenheit der Bindung dem Bubnoffschen Kriterium entspräche, so würden die korrelativ oder auch nur relativ gebundenen Merkmale (oder Organe) bald für sich allein variieren, bald in wechselseitiger oder einseitiger Abhängigkeit stehen. Das ist naturgemäß ein Unding, und das könnte

höchstens heißen, daß das eine Mal eine Korrelation oder Relation vorhanden ist, das andere Mal nicht. Das Vorhandensein oder Fehlen einer Relation oder Korrelation hat aber mit der Artgattung nicht das mindeste zu tun, wenn sich auch verschiedene Arten bezüglich der vorkommenden Relationen oder Korrelationen verschieden verhalten. Ein und dieselbe Korrelation kann sowohl bei ganz verschiedenen Arten und Gattungen vorkommen, als auch kann die eine Art eine ganz bestimmte Korrelation zeigen, welche einer nahe verwandten Art völlig fehlt. Ferner kann es innerhalb einer üblichen systematischen Art mehrere Rassen geben, welche sich so unterscheiden lassen, daß die eine bestimmte Korrelationen besitzt, die andere aber nicht. Man denkt aber bisher wenigstens nicht daran, eine solche Art in mehrere aufzulösen. Wenn aber überhaupt eine Korrelation besteht, dann variieren die korrelativ gebundenen Organe oder Merkmale auch innerhalb der Art nicht unabhängig voneinander, sondern korrelativ. Variieren zwei Merkmale unabhängig voneinander, so liegt eben keine Korrelation vor, wenigstens nicht bezüglich der Punkte, in denen sie so variieren.

Ein Beispiel möge das Gesagte erläutern: Die Ausbildung der Augenlinse steht in echter Entwicklungsrelation zum Augenbecher u. a. bei *Amblystoma*, *Hyla arborea*, *Rana fusca*, also bei recht verschiedenen Formen. Bei einer, der letztgenannten Form sehr nahestehenden Art, *Rana esculenta*, fehlt aber diese Relation. Innerhalb der üblichen und auch gut umgrenzten Art *Rana fusca* gibt es höchst wahrscheinlich mindestens zwei Rassen, von denen die eine gewisse Korrelationen nicht besitzt, welche der anderen zukommen (Dürken 4). Also das Vorhandensein oder Fehlen von Korrelationen oder Relationen ist als Art-Kriterium nicht zu gebrauchen.

Man könnte nun vielleicht sagen, nicht das ist die Beziehung der Korrelation zum Artbegriff, daß das eine Mal die Korrelation fehlt, das andere Mal aber vorhanden ist, sondern daß, um bei obigem Beispiel zu bleiben, das eine Mal ein ganz bestimmt beschaffener Augenbecher mit einer ebenso bestimmt beschaffenen Linse in Relationsbindung steht, das andere Mal aber ein anders beschaffener Augenbecher mit einer ebenso anders beschaffenen Linse eine Relation bildet, und ferner ist nicht zu leugnen, daß gewisse Variationen der einzelnen Korrelationskomponenten vorkommen. Demgegenüber ist folgendes zu sagen: Bei einer solchen Auffassung gibt man zunächst, wenigstens in der Anwendung auf Relation und Korrelation, Bubnoffs Kriterium auf; denn dieses besagt doch, daß innerhalb der Art das Fehlen, innerhalb der

Artgruppe das Vorhandensein der Korrelation kennzeichnend ist. Zweitens: wenn, was richtig ist, auch Variabilität der Korrelationskomponenten vorkommt, so hat das, was dabei unabhängig voneinander variiert, bei der korrelativen Bindung nichts zu tun und so ist das etwas, wofür die Korrelation oder Relation ganz gleichgültig ist: denn wenn zwei Organe in ihrer Entwicklung auch korrelativ aneinander gebunden sind, so können an jedem von ihnen doch Merkmale vorhanden sein, auf welche sich diese Bindung nicht erstreckt, und diese können dann selbstverständlich unabhängig voneinander variieren. Drittens: Dafür aber, daß, wie schon oben angedeutet wurde, die Korrelationskomponenten bei verschiedenen Arten verschieden sind, ist nicht die Korrelation, sondern etwas ganz anderes verantwortlich zu machen, nämlich die Tatsache, daß wirklich voneinander verschiedene Arten allgemein genotypisch voneinander verschieden sind. Daß z. B. die Ektodermzellen von *Amblystoma* anders sind und anders auf den anders beschaffenen Augenbecher reagieren als etwa bei *Hyla arborea*, ist keine Folge der Korrelation, sondern eine solche der Gesamtbeschaffenheit des Anlagenkomplexes, der bei beiden Formen selbstverständlich verschieden ist. Ob und daß man solche Verschiedenheiten als Artgrenze ansehen will, hat jedenfalls mit Korrelationen gar nichts zu tun.

Unterziehen wir nun das Verhältnis der Kombination zum Artbegriff einer Prüfung, so ergibt sich, daß bezüglich der unechten Kombination dasselbe zu sagen ist wie über Relation und Korrelation, denn die unechte Kombination ist ja nichts anderes als das Nebeneinanderbestehen von Relationen oder auch Korrelationen. Etwas anders aber ist es mit der Frage nach der Beziehung der echten Kombination zum Artbegriff.

Der Begriff der echten Kombination besagt, daß infolge der genotypischen Beschaffenheit stets bestimmte Merkmale gemeinsam auftreten, daß also bei verschiedener genotypischer Beschaffenheit eines zweiten Falles diese Merkmale, wenn sie überhaupt vorhanden sind, auch verschieden sein müssen. Die gegenseitigen Beziehungen dieser Merkmale sind keine kausalen und darum können sie unabhängig voneinander variieren.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß solche Merkmalsgruppen zur Unterscheidung von Arten brauchbar sein können. Benützt man aber solche Merkmalskombinationen zur Artumgrenzung, so gibt nicht das Fehlen oder Vorhandensein von gegenseitigen Beziehungen die Grenze für Art und Artgruppe, sondern die Art ist lediglich durch bestimmte

stets zusammengehörige Merkmale gekennzeichnet; allerdings wohl nicht immer bloß dadurch, daß bei der einen diese Kombination vorkommt, bei der anderen jene, sondern auch dadurch, daß ein und dieselbe Organkombination bei beiden Arten vorhanden sein kann, aber insoweit doch wieder spezifisch verschieden, als bei beiden Arten eine jeweils besondere Ausbildung der kombinierten Organe vorliegt. Da alle diese Verschiedenheiten bei echter Kombination letzten Endes auf genotypischen Unterschieden beruhen, so fällt die Frage nach dem Zusammenhange von echter Kombination und Artgrenze zusammen mit der Frage nach den Beziehungen des Genotypus zur Artumgrenzung.

Wird nun in der Biologie tatsächlich alles, was genotypisch verschieden ist, zu verschiedenen Arten gestellt? Diese Frage muß verneint werden. Zwar sind wohl alle guten Arten genotypisch voneinander verschieden, aber innerhalb jeder Art kommen Rassen vor, unter Umständen in erheblicher Zahl. Diese Rassen sind nicht immer bloß phänotypisch voneinander verschieden, sondern recht häufig genotypisch. Es braucht ja nur an die zahlreichen Rassen etwa der Taube erinnert zu werden. Daß tatsächlich genotypische Differenzen in solchen Fällen vorliegen, beweist das Mendeln der Bastarde verschiedener Rassen. Von der Aufzählung weiterer Beispiele kann abgesehen werden. Nun könnte man sich ja auf den Standpunkt stellen, daß alles, was irgendwie genotypisch verschieden ist, als verschiedene Arten betrachtet werden soll. Dann müßten wohl die meisten biologischen bzw. systematischen Arten in Elementararten aufgelöst werden. Aber bisher üblich ist das nicht und praktisch auch wohl allgemein gar nicht durchführbar, nicht einmal für lebende Formen, geschweige denn für fossiles Material.

Für uns hier kommt es nun hauptsächlich darauf an, ob durch die Benutzung der echten Kombination als Kriterium die Willkürlichkeit der Artumgrenzung beseitigt wird. Und da ist zu sagen, daß selbstverständlich durch die Zurückführung der systematischen Einteilung auf genotypisch bedingte Kombinationen ein „natürliches“ System geschaffen wird, daß aber der Willkürlichkeit gar keine Schranken gesetzt werden, ob man bestimmte Kombinationen als Genus- oder Speziesmerkmale oder gar nur als Rassenkennzeichen gelten lassen will. Um das zu entscheiden müssen weitere Gesichtspunkte herangezogen werden.

Nachdem wir die grundsätzliche Seite der Sache erörtert haben, gilt es nun, um vollständige Klarheit zu gewinnen, sich einmal vorzustellen, wie in der Praxis des einzelnen Falles sich die Dinge ge-

stalten, namentlich, wenn man es mit fossilem Material zu tun hat. Es ist wohl zu beachten, daß wir von solchem nur phänotypische Merkmale kennen und wenn wir deren Wertigkeit beurteilen wollen, sind wir durchaus auf Erfahrungen der Biologie angewiesen.

Nehmen wir nun einmal an, es lägen zwei im übrigen gleiche oder doch äußerst ähnliche Formen vor, welche sich durch zwei Merkmale unterscheiden. Die eine Form besitzt die Merkmale A und b, die andere die Merkmale a und B. A und b kommen stets gemeinsam vor, ebenso a und B, und zwar sollen sie auch noch Eigenschaften ein und desselben Teiles der betreffenden Organismen sein, eine Annahme, die übrigens für das Folgende nicht von einschneidender Bedeutung ist.

Will man nun die stetige Zusammengehörigkeit von A und b einerseits und a und B andererseits systematisch verwerten und etwa auf dem Unterschied der beiden Formen eine Artgrenze begründen, so wird man den Versuch machen, um die Willkürlichkeit dieser Grenze zu vermeiden, dem Wesen dieser Merkmalsbindung nachzugehen. Daß im übrigen eine Häufigkeitsfeststellung und eine Prüfung der Form der Variationskurven zu machen ist, brauchen wir hier nicht weiter zu berücksichtigen.

Die erste Frage ist dann aber jedenfalls, wie kann eine Abweichung zweier im übrigen gleicher Formen voneinander in zwei aneinander gebundenen Merkmalen zustandekommen?

Zunächst kann eine Relation vorliegen zwischen den Merkmalen A und b, wobei b das abhängige Merkmal sei. Wird A dann irgendwie durch einen äußeren Faktor in der Entwicklung beeinflusst, so ändert b relativ mit und es kann so die Form (a + B) entstanden sein. Oder die beiden Merkmale A und b stehen in Relation zu einem äußeren Faktor. Ändert sich dieser, so ändern sich beide Merkmale, so daß auch auf solche Weise a und B entstanden sein können. In beiden Fällen sind die Formen (A + b) und (a + B) genotypisch vollständig gleichartig, eine Trennung in zwei Arten käme gar nicht in Frage.

Der in die Entwicklung eingreifende Umweltfaktor kann gegeben sein z. B. in der Konzentration des Mediums, in der Temperatur, in der Feuchtigkeit usw., so daß sehr zahlreiche Abweichungen (a + B) entstehen können; oder er ist im Organismus selbst zu suchen. Die Sache könnte z. B. so liegen, daß die Merkmale A und b in Relation ständen zu einer Drüse mit innerer Sekretion und daß letztere aus irgendeinem Grunde in ihrer Tätigkeit beeinflusst wurde, so daß infolgedessen A in a und b in B umänderte. Da ein solcher Vorgang sich am fossilen

Material nicht mehr feststellen läßt, muß auch bei alleinigem Vorliegen der ausgebildeten phänotypischen Merkmale diese Ungewißheit in Betracht gezogen werden. Ein genotypischer Unterschied beider Formen wäre auch dann nicht vorhanden.

Bestände statt der Relation eine Korrelation zwischen A und b, dann würde genau das gleiche gelten, daß wir zwei phänotypisch verschiedene Formen mit gleichem Genotypus antreffen würden, nur daß dann auch noch durch primäre Änderung von b in B die Form $(a + B)$ entstehen müßte.

Könnten wir nun feststellen, daß tatsächlich die Formgestaltung der Merkmale $A-b$, $a-B$ von Relation und Korrelation in der angegebenen Weise beherrscht würde, so würden wir selbstverständlich das Material nicht in zwei Arten zerlegen, da man genotypisch Gleichartiges stets zu einer Art stellen wird. Nun können wir aber in Wirklichkeit nicht unmittelbar ermitteln, ob Relation und Korrelation die Gestaltung der aneinander gebundenen Merkmale in jener Weise bestimmt haben oder nicht. Daraus folgt, daß wir aus solchen Merkmalsbindungen gar keinen sicheren Rückschluß auf den Genotypus der beiden Formen machen können, daß es also unter allen Umständen willkürlich ist, sie zu zwei verschiedenen Arten oder zu ein und derselben Art zu stellen. Die Entscheidung darüber kann nur durch Berücksichtigung anderer Momente herbeigeführt werden, durch welche die Willkürlichkeit eingeschränkt werden kann.

Übrigens wäre auch noch der Fall möglich, daß die beiden Objekte deswegen in zwei Merkmalen voneinander abweichen, daß die eine Form sich in einem genotypischen Faktor von der anderen unterscheidet. Dann wäre etwa das Merkmal A bei der abweichenden Form infolge dieses genotypischen Unterschiedes als a entwickelt und das relativ oder korrelativ damit verbundene als B statt b bei der ersten Form. Ob es so ist, wissen wir natürlich nicht. Also bleibt auch in einem solchen Falle die Willkürlichkeit der Artzuteilung bestehen, abgesehen davon, daß man wegen eines so geringen genotypischen Unterschiedes wohl keine neue Art aufstellen würde.

Nehmen wir nun an, die Merkmale A und b einerseits, a und B andererseits ständen in Kombination. Würde es unechte Kombination sein, die letzten Endes auf Relationen und Korrelationen beruht, so wäre dem im vorhergehenden Gesagten nichts hinzuzufügen. Handelt es sich aber um echte Kombination, so würde die Form $(A + b)$ sich von der Form $(a + B)$ genotypisch unterscheiden.

Während Relation und Korrelation am fossilen Material nicht unmittelbar festgestellt werden können, ist das für die echte Kombination in etwa anders. Denn es handelt sich dabei um stetig zusammengehörende Merkmale, welche unabhängig voneinander im weitesten Maße variieren können, und diese Unabhängigkeit der im übrigen stets vereint vorkommenden Merkmale ist es gerade, welche uns mit großer Wahrscheinlichkeit den Schluß erlaubt, daß wir es in solchen Fällen mit Kombination zu tun haben.

Will man nun nach den Kombinationen zwei getrennte Arten begründen, so hat man jene genotypische Differenz für sich, aber die Willkürlichkeit ist ganz und gar nicht ausgeschlossen, denn es ist in der Biologie durchaus üblich, innerhalb der Art genotypisch verschiedene Rassen zu unterscheiden, die in kombinierten Merkmalen voneinander abweichen, und ferner ist ja eine Auflösung des fossilen Materials bis zu den letzten genotypischen Verschiedenheiten ein Ding der Unmöglichkeit. Daher bleibt es willkürlich, welchen Grad der in den sichtbaren Kombinationen zum Ausdruck kommenden genotypischen Differenz (wenn man die Fortpflanzungsverhältnisse nicht berücksichtigen kann) man als Artgrenze setzen will.

Man wird also gut tun, stets noch andere Umstände (wenn es sich um nahestehende Formen handelt) mitheranzuziehen. Vor allem wird es darauf ankommen, niemals Material aus einem Vorkommen und aus einer Zone zugrunde zu legen: durch Berücksichtigung mehrerer Zonen und Horizonte wird man in gewissen Grenzen sogar in der Lage sein, manches über die Fortpflanzungs- und Erbliehkeitsverhältnisse zu ermitteln. Diese und andere Gesichtspunkte müssen dazu beitragen, die Willkürlichkeit der Artbegrenzung zu vermindern.

Was nun schließlich die von Bubnoff als „Korrelationen“ bei Ammoniten angeführten Erscheinungen betrifft, so kann man nach den vorstehenden Ausführungen kaum noch im Zweifel sein, um was es sich dabei handelt.

Es treten mehrere Merkmale des Schalenbaues stets gemeinsam auf, derart, „daß gewöhnlich hochmündige Formen stärker involut werden und (bezw. oder) dichtere und feinere Berippung tragen“. Demgegenüber sind niedrigmündige Formen im allgemeinen spärlicher berippt. Auch kompliziertere Verknüpfungen derartiger Merkmale kommen vor. Salfeld (6) und Cloos (3) haben auch entsprechende Fälle angegeben. Ist die Bindung der genannten Merkmale nun eine korrelative oder eine kombinatorische? Die genannten Autoren und auch Bubnoff sprechen

von Korrelationen, aber wohl ohne im einzelnen sich Rechenschaft über die Bedeutung dieser Bezeichnung gegeben zu haben, lediglich dem allgemeinen unklaren Sprachgebrauch folgend. Bubnoff ist allerdings offenbar der Ansicht, daß eine mechanische Erklärung für die Bindung der Mündungsform an eine bestimmte Berippung vorliege, eine Erklärung, die von Cloos stammt und besagt, „daß eine starke Abweichung des Querschnittes von der quadratischen Form, sei es in der Richtung der Höhe oder der Breite, eine stärkere Versteifung der Schale durch häufigere und kompliziertere Berippung (gebogene und sichelförmige Rippen) und stärkere Einrollung erfordert“. Hätte man damit die Beziehung zwischen Mündung und Rippen mechanisch erklärt, d. h. durch Kausalbeziehung, so hätten wir es mit einer Korrelation zu tun. Aber die genannte „Erklärung“ ist keineswegs eine mechanische, d. h. kausale, sondern eine teleologische, die lediglich Bezug nimmt auf mechanisch-statische Momente der Bruchfestigkeit. Für eine naturwissenschaftliche Erklärung sind aber in erster Linie die mechanischen, d. h. kausalen Zusammenhänge erforderlich, und Korrelation ist kein teleologischer, sondern ein kausal-mechanischer Begriff. Überdies erkennt man leicht, daß offenbar keine Korrelation vorliegt, sondern eine Kombination, und zwar dadurch, daß die einzelnen Komponenten der Bindung unabhängig voneinander variieren. Aller Wahrscheinlichkeit nach dürfte es sich um echte Kombination handeln, doch wäre das Vorhandensein einer unechten auf Grund einer kombinierten Relation von vornherein nicht ganz auszuschließen. Handelt es sich nun um eine echte Kombination, so ist die Verschiedenheit der Merkmale ein Symptom für genotypische Verschiedenheit. Ob man diese Verschiedenheit als Artgrenze oder nur als Rassen- oder Varietätengrenze betrachten will, unterliegt wie gesagt zunächst ganz dem freien Ermessen des einzelnen. Das eine Mal liegen zwei bestimmte Merkmale vor, die eine gewisse Variationsbreite haben, das andere Mal zwei andere Merkmale, die auch eine gewisse Variationsbreite haben. Wie hoch man die beiden Merkmalsgruppen werten will und muß, dafür sind weitere Gesichtspunkte heranzuziehen, wie sie oben schon angedeutet wurden.

Von einer Beseitigung der Willkür der Artumgrenzung durch das „korrelative Prinzip“ bei fossilem Material kann also leider nicht die Rede sein, wenn auch das Bestreben Bubnoffs und anderer, Gedankengänge der modernen Biologie in die Paläontologie einzuführen, aufs wärmste zu begrüßen ist und sicherlich noch reiche Früchte tragen wird. Insbesondere ist auch die Feststellung der in Rede stehenden

Kombinationen an sich höchst interessant und in mancher Beziehung verwertbar; es ist zu wünschen, daß noch mehr solcher Beziehungen aufgedeckt werden.

Zur Analyse derselben steht der Paläontologie zwar nicht das Experiment unmittelbar an ihren Objekten zur Verfügung, aber es sind hochwertige Analogien an rezentem Material möglich. Wie auch bei solchen bestimmte Zustände verschiedener Teile und Merkmale der Hartsubstanzen stetig kombiniert sein können, hat Becher (1) in einer eingehenden Untersuchung über die Kalkkörperchen der Holothurien gezeigt, meines Wissens die einzige Untersuchung, die darüber an Wirbellosen angestellt worden ist. So dürfte es auch sicherlich von größtem Wert sein, etwa die kausalen Faktoren der Schalenbildung rezenter Gastropoden experimentell zu untersuchen, wobei besonders Wert zu legen wäre auf etwaige Merkmalsbindungen. Die hoffnungsvoll angebahnten Beziehungen zwischen Paläontologie und Biologie würden dadurch eine weitere Förderung erfahren.

Literatur.

1. Becher, S., Untersuchungen über nicht funktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skelettelemente. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Bd. 31. 1911.
2. Bubnoff, S. von, Über einige grundlegende Prinzipien der paläontologischen Systematik. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs. Bd. 21. 1919.
3. Cloos, H., Doggerammoniten aus den Molukken. Stuttgart. Schweizerbart. 1916.
4. Dürken, B., Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei *Rana fusca*. Biol. Centralbl. Bd. 37. 1917.
5. — Einführung in die Experimentalzoologie. Berlin. Springer. 1919.
6. Salfeld, H., Artbildung bei Ammoniten. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. Bd. 65. 1913.
7. Wedekind, R., Über Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie. Berlin. Borntraeger. 1916.

Bemerkungen zu v. Bubnoff,

Über einige grundlegende Prinzipien der paläontologischen Systematik.

Im Zusammenhang mit Dürken: Korrelation und Artbegriff.

Von **Hans Salfeld**, Göttingen.

(Eingegangen am 22. Januar 1921.)

v. Bubnoff glaubt in seinem „Korrelationsprinzip“ einen Ersatz für das Vererbungsexperiment gefunden zu haben. Ich brauche auf das „Korrelationsprinzip“ hier nicht einzugehen, da dies von Dürken eingehend behandelt ist. Dort ist auch auf den Artbegriff eingegangen. Von paläontologischer Seite (Wedekind, Wepfer, Dacqué, Salfeld u. a.) ist die Frage nach der Umgrenzung der Art von verschiedenen Gesichtspunkten aus in Angriff genommen worden.

In den letzten Jahren ist mir in persönlichen Aussprachen, besonders mit Zoologen, entgegengehalten worden, ob denn tatsächlich der Frage des Artbegriffs in der Paläontologie eine solche besondere Wichtigkeit beizumessen sei. Dies ist tatsächlich nicht der Fall, wenn wir Paläontologen uns darauf besinnen, in erster Linie innerhalb engbegrenzter Formengruppen die Variationscharaktere von den Mutationscharakteren, wie sie uns die überlieferten Phänotypen zeigen, zu trennen. Mutation ist die erbliche Abänderung, ganz gleichgültig, ob diese Abänderung uns sprunghaft oder nicht sprunghaft erscheint, im Gegensatz zur Variation, der nicht erblichen Abänderung. Paläontologisch können wir solche erblichen Abänderungen als phänotypische Erscheinung sicher nur dann feststellen, wenn die Mutanten in getrennten Zeitintervallen aufeinander folgen. Dies schwebte auch Waagen vor, als er sagte: „Die Mutation ist die Variation in der Zeit“, denn zu der Zeit, als W. den Begriff der Mutation erstmalig prägte, gab es keine Vererbungsforschung. Tatsächlich entspricht die Mutation Waagens dem Mu-

tationsbegriff in der modernen Zoologie, auch wenn Wedekind (l. c. S. 25) von der Unhaltbarkeit des Waagenschen Begriffs durchdrungen ist, weil dieser mit Waagens Begriff Variation zusammenfällt, sobald die Mutante noch mit ihrer Stammform zusammen vorkommt.

Auch hier ist es dem Paläontologen meist nicht schwer die Entscheidung, was Mutanten sind, zu treffen. Eine Stammform a, welche in einer gegebenen Schichtenserie allein vorkommt, bringt zu einem gewissen Zeitpunkt die Mutante b hervor und lebt nun mit b zusammen. Durch ein angenommenes Beispiel erläutert:

Schichtenserie II a) *Cardioceras* b) *Cardioceras alternans* mit schmalem, *cordatum* hohem von zwei seitlichen Furchen begleitetem Kiel.

Schichtenserie I a) *Cardioceras cordatum* mit einem nicht eingesenkten Kiel.

Es sind hier als Mutationscharaktere die besondere Ausbildung des Kieles bei der Ammonoidengruppe *Cardioceras* des unteren Malm herausgegriffen. Ich habe 1913 und 1915 gezeigt, daß wir in der besonderen Ausgestaltung des Kieles Charaktere besitzen, die von allen sonstigen Veränderungen der Schale unabhängig sind¹⁾.

Die Mutationscharaktere sind solche, welche die einzelnen Etappen in der tatsächlich festgestellten Entwicklungsrichtung anzeigen. Bei allen Ammonoideen, welche entweder auf der Schalenaußenseite einen Kiel oder eine Furche entwickeln, lassen sich die Verhältnisse besonders deutlich zeigen, wie dies von mir für *Cardioceras* durchgeführt ist.

Schwieriger gestalten sich die Untersuchungen, wenn Mutanten durch einen bestimmten Schalenquerschnitt oder eine bestimmte Anzahl von Skulpturelementen ausgezeichnet sind.

Die jüngste Mutante aus der Entwicklungsreihe des *Cardioceras alternans*, nämlich *Cardioceras serratum*, unterscheidet sich erstens durch einen schmaleren und höheren Windungsquerschnitt neben einer größeren Engnabeligkeit, zweitens aber dadurch, daß die Zahl der Rippen an der Schalenaußenseite zur Zahl der Kielknoten ca. 1 : 4 ist, gegenüber 1 : 3 bei *Card. alternans*. Würde *Card. serratum* zeitlich mit *Card. alternans* zusammen vorkommen, so würden wir, wegen der gleichen

¹⁾ Über den Artbegriff in der Paläontologie stehe ich heute auf einem weiterherzigeren Standpunkt, man würde aus rein praktischen Gesichtspunkten vorerst einmal jede Mutationsgruppe als Art zusammenfassen, gleichgültig ob die Variationen sich in eine geschlossene oder nicht geschlossene Kurve gruppieren lassen.

Kielbildung, diese mit *Card. alternans* zusammenfassen und variationsstatistisch als einen extremen Linksabweicher einreihen. Unter Zugrundelegung der Häufigkeitswerte würden wir eventuell eine zweigipflige Kurve erhalten, die uns nichts darüber aussagen kann, ob getrennte Arten vorliegen oder nicht. Dadurch aber, daß genau schichtenmäßig gesammelt wurde, ließ sich das relative Alter von *Card. alternans* zu *Card. serratum* festlegen und andererseits zeigen, daß hier in der Ausbildung des Windungsquerschnittes in der Kielknotenzahl Mutationscharaktere liegen, als erbliche phänotypische Erscheinungen. Auch hier ist es nur der Zeitfaktor gewesen, welcher die Entscheidung über Variation und Mutation gegeben hat. Nur tatsächlich dem relativen geologischen Alter nach gesammeltes Material ist zur paläontologisch-phylogenetischen Untersuchung brauchbar.

Eine dem Paläontologen häufig begegnende Erscheinung behandelt Bubnoff und sie veranlaßte ihn zur Aufstellung des Satzes: „innerhalb der Art variieren die Merkmale jedes für sich, unabhängig von dem anderen; innerhalb einer nahe verwandten Artgruppe variieren sie korrelativ“. Bei der Untersuchung von triadischen Ammonoideen, *Dinarites arisanus* und *Hungarites Waageni*, fand Bubnoff, daß man innerhalb dieser beiden „Arten“ je eine dichtrippige und je eine weitrippige Variationsgruppe (bezogen auf den veränderlichen Windungsquerschnitt des Gehäuses) ausscheiden kann. Während innerhalb einer jeden Variationsgruppe die absolute Rippenzahl auf einem Umgang der Schale in bestimmtem Sinne mit dem Windungsquerschnitt abändert (diese Beziehung zwischen Windungsquerschnitt und Schalenskulptur faßt Bubnoff als Korrelation auf, nach Dürken ist sie eine Kombination).

Ich könnte viele ähnliche Beispiele von Ammonoiden aus dem Jura und der Kreide anführen, z. B. aus der Gruppe der Parahopliten, Acanthoceraten usw. Es läßt sich hier sehr deutlich zeigen, daß dicht- und weitrippige Variationsgruppen fast in gleicher Individuenzahl zeitlich zusammen vorkommen. In diesen Fällen setzt sich keine der Variationsgruppen in eine neue „Zone“ allein fort. Der Zeitfaktor versagt hier also, um entscheiden zu können, ob es sich hier um Mutationsgruppen handelt, die nebeneinander gelebt haben und auf die gleiche, ältere Stammgruppe zurückgeführt werden müßten, oder mit anderen Worten: ob zwei getrennte Arten mit verschiedenen phänotypischen Merkmalen vorliegen.

Daß hier aber noch eine ganz andere Fragestellung am Platze ist, zeigen uns Ammonoideengruppen, die in Kiel- und Furchenbildung auf

der Schalenaußenseite verschiedene Mutationsetappen ergeben, und bei denen dauernd beide Variationsgruppen, die dicht- und die weitrüppige, nebeneinander bestehen bleiben. Unter der Annahme, daß es sich bei den beiden Variationsgruppen um getrennte Arten handelt, müßten wir hier zu der Ansicht geleitet werden, daß es sich um zwei getrennte Entwicklungsreihen handelte, in denen die Mutationsetappen (in bezug auf ein weiteres von der Berippung unabhängiges Merkmal, also Kiel oder Furchen) innerhalb der verschiedensten Arten zu gleicher Zeit erreicht wurden. Dies ist schon sehr unwahrscheinlich. Lägen getrennte Entwicklungszweige vor, so ist auch schwer einzusehen, daß solche „Variationsgruppen“ immer nebeneinander in fast gleicher Individuenzahl an den verschiedensten Orten getroffen sind. Würden wir die eine oder andere Variationsgruppe antreffen, so müßten wir sie als gesonderte „Art“ oder „Rasse“ ansprechen. So wie die Verhältnisse aber bisher erscheinen, dürfte es wahrscheinlicher sein, die beiden „Variationsgruppen“ als Dimorphismen aufzufassen. Übrigens möchte ich darauf hinweisen, daß nur die empirischen Tatsachen uns leiten dürfen. Es kann sehr wohl möglich sein, daß der gleiche phänotypische Charakter bei einer Gruppe Dimorphismus, bei einer anderen aber doch Mutationen andeuten kann. Neben der Dicht- und Weitrüppigkeit bei Ammonoideen gibt es übrigens noch andere phänotypische Charaktere (besondere Ausbildung von Stacheln usw.), welche sich zu gleichsinnigen Untersuchungen verwerten lassen.

An der Hand des paläontologischen Materiales läßt sich auch einwandfrei zeigen, daß die Bubnoffschen Untersuchungsmethoden weder einen Ersatz für das Experiment in der Zoologie bieten, noch daß wir damit eine objektive Untersuchungsmethode für die Paläontologie gewonnen haben. Unser nächstes Ziel in der Paläontologie muß sein, die Mutationsetappen für möglichst zahlreiche Gruppen fossiler Tierreste festzustellen. Damit befreien wir uns zunächst von dem Wust weiter gar nicht interessierender „sog. Arten“ und erweisen damit der Geologie zur besseren Altersbestimmung von Schichten einen sehr wesentlichen Dienst. Haben wir die Mutationsgruppen erst richtig erkannt, so ist damit eine der wichtigsten Arbeiten für stammesgeschichtliche Forschung geleistet.

Literatur: Siehe Dürken.

Salfeld, Monographie der Gattung *Cardioceras*. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Bd. 67. S. 149.

Kleinere Mitteilungen.

Die Rolle einer „kumulierten Nachwirkung“ in der Stammesgeschichte.

(Eine Hypothese.)

Von Friedrich Alverdes, Halle a. S.

(Mit 5 Figuren.)

(Eingegangen am 18. April 1921.)

Die Kluft, welche sich zwischen den in der Vergleichenden Anatomie und Paläontologie gangbaren Erklärungsprinzipien und den aus der neueren Erblichkeitsforschung abgeleiteten Anschauungen ergeben hat, ist für jeden, der sich mit Fragen der Stammesgeschichte beschäftigt, unerträglich. Auf der einen Seite gilt die Vererbbarkeit somatischer Veränderungen als Voraussetzung, auf der anderen Seite wird die Möglichkeit einer solchen Vererbung strikte geleugnet. Es genügt nicht mehr, das Bestehen dieser Gegensätze immer von neuem zu betonen, vielmehr muß ernstlich versucht werden, dieselben zu überbrücken. In diesem Sinne sind die vorliegenden Zeilen eine Fortsetzung der diesbezüglichen Ausführungen in meiner „Rassen- und Artbildung“.

Zwei sehr komplexe Größen bestimmen bekanntlich gemeinsam den Phänotypus: Die Lebenslage und die Gene. Es gibt also keine rein milieubedingten und keine ausschließlich genotypisch bedingten Eigenschaften, sondern nur durch eine Lebenslageänderung oder durch eine Änderung der Reaktionsnorm hervorgerufene Phänovariationen. Eventuell geht ein phänotypischer Unterschied auf eine Änderung der Lebenslage und der Reaktionsnorm gleichzeitig zurück. (Nebenbei sei hier bemerkt, daß nach unseren heutigen Anschauungen der Anstoß zu einer Genovariation in letzter Wurzel natürlich stets nur von außen kommen kann.) Die Eigenschaften der Organismen sind also die Reaktionsprodukte zahlreicher innerer und äußerer Faktoren.

Wir unterscheiden (in Anlehnung an Johannsen):

I. reine Phänovariationen (= Modifikationen Baur).

II. Genovariationen. Diese letzteren können entstehen

a) durch eine Sprungvariation (Mutation de Vries, Baur; Idiomutation Plate).

b) Durch Faktorenkombination (Amphimutation Plate).

Das Resultat einer Genovariation ist entweder

1. eine Genophänovariation, bei welcher die Änderung der Reaktionsnorm sofort im Phänotypus manifest wird, oder

2. eine reine Genovariation, bei der die Änderung zunächst noch nicht, vielleicht aber bei späteren Generationen in einer anderen Lebenslage oder bei einer Kreuzung offenbar wird.

Wenn der Mediziner von konstitutionellen und konditionellen Eigenschaften spricht, so meint er damit immer solche, durch die sich das betreffende Individuum von mehr oder minder zahlreichen anderen unterscheidet: genau genommen meint er also nicht Eigenschaften, sondern Varianten. Konstitutionelle Besonderheiten sind Genophänovariationen, konditionelle sind reine Phänovariationen. Die Konstitution, welche die eine Person oder eine Anzahl Personen vor anderen auszeichnet, ist also die Summe der Genophänovariationen, die Kondition entsprechend die Summe der reinen Phänovariationen. Die beiden Begriffe Konstitution und Kondition kennzeichnen also den Unterschied zwischen den auslösenden Faktoren von Phänovariationen: wir sprechen daher besser von konstitutionellen und konditionellen Besonderheiten, Abweichungen oder Variationen als von derartigen Eigenschaften.

Beim Vererbungsvorgang werden nicht Eigenschaften übertragen, sondern komplizierte, eventuell vielleicht in zukünftigen Zeiten auch einmal morphologisch mehr oder weniger fest zu umreißende chemische Substanzen, die sowohl einzeln wie als Gesamtheit mit ganz bestimmter Reaktionsnorm ausgestattet sind. Die Unterscheidung zwischen Erbfaktoren und Entwicklungsfaktoren erscheint verfrüht, da wir nichts darüber wissen, welche von den später sich (für unsere Methoden!) äußerlich manifestierenden inneren Faktoren stofflich bereits in den Keimzellen präformiert liegen und welche epigenetisch im Laufe der Ontogenese jedesmal von neuem bereitgestellt werden.

Zum Begriff der „Erblichkeit“ und „Nicht-Erblichkeit“ gehört stets auch die minutiöse Angabe derjenigen Konstellation äußerer und innerer Faktoren, unter welchen dieselbe statthat. Große Verwirrung herrscht bezüglich der beiden Begriffe, da unter ihnen von verschiedenen Seiten verschiedenes verstanden wird. Eine Einigung ist nicht eher abzusehen, als nicht ein jeder Autor definiert, wie er dieselben auffaßt.

Erblichkeit ist im täglichen Sprachgebrauch und bei manchen Autoren Auftreten des gleichen Phänotypus in aufeinander folgenden Generationen. Bei einer solchen ausschließlich phänotypischen Beurteilung ist nicht nur eine Genophänovariation „erblich“, sondern es kann dies auch schon jede reine Phänovariation sein. Andere Forscher meinen, damit Erblichkeit vorliege, daß Genotypus und Phänotypus gleich oder identisch bleibe. Hier kommen nur Genophänovariationen in Frage, eine Phänovariationen dagegen nicht. Eine dritte Auffassung wäre, daß nur der Genotypus in Betracht gezogen wird, der Phänotypus aber unberücksichtigt bleibt: hierher wären sowohl reine Genovariationen wie Genophänovariationen zu rechnen. Wie aber, wenn sich eine Genophänovariation nach einigen Generationen auf Grund einer Lebenslageänderung plötzlich nicht mehr phänotypisch manifestieren kann, wenn also — mit dem ursprünglichen Zustand verglichen — aus der Genophänovariation eine reine Genovariation wird? Auch hier liegt nach dieser Auffassung eine „erbliche Variation“ vor, trotzdem der Phänotypus inzwischen wechselte.

Wir sehen, es kommt Endes und zuletzt darauf hinaus, daß wir, wollen wir allen hier vorggeführten Auffassungen gerecht werden, die Begriffe Erblichkeit = Unveränderlichkeit und Nicht-Erblichkeit = eingetretene Veränderung setzen müssen, wobei das Vorhandensein oder Nicht-Vorhandensein einer Veränderung entweder nur für den Phänotypus oder nur für den Genotypus oder aber für beide gleichzeitig zutrifft. Die Worte „Erblichkeit“ und „Nicht-Erblichkeit“ stellen somit nichts als reine Beschreibungen vor, enthalten aber keine Aussage über die beim Vererbungsvorgang die Erbsubstanzen betreffenden Geschehnisse: sie sind keine kausalen, sondern nur deskriptive Begriffe und kennzeichnen daher im Sinne von Roux nur ein „Vorkommen“, kein „Wirken“. Was folgt hieraus? Daß wir nicht fragen dürfen, „ob“ Erblichkeit oder Nicht-Erblichkeit vorliegt, sondern daß wir fragen müssen, „wodurch“ das eine Mal die Erscheinung der Erblichkeit, das andere Mal die der Nicht-Erblichkeit hervorgerufen wird.

Das Bild einer Vererbung „erworbener Eigenschaften“ oder „somatogener Veränderungen“ (Kammerer) kann entstehen, wenn lediglich phänotypische Kriterien obwalten: 1. durch eine Genophänovariation, wobei eine tatsächliche Umprägung der Rasse oder Art erfolgt (Fig. 2), 2. durch eine reine Phänovariation: die letztere wird im allgemeinen nur solange bestehen bleiben, als die abändernde Lebenslage vorliegt (Fig. 1). Es gibt jedoch Fälle, in denen die Lebenslage, welche die eine Generation traf, sich auch noch am Phänotypus der Nachkommen Geltung verschafft (Fig. 3). Woltereck spricht hier von Induktion und Präinduktion, Baur von Nachwirkung; Jollos bezeichnet die auf solchem Wege hervorgerufenen Phänovariationen bei Einzelligen als Dauermodifikationen. Es muß betont werden, daß Nachwirkung noch keine Veränderung der Reaktions-



Fig. 1.

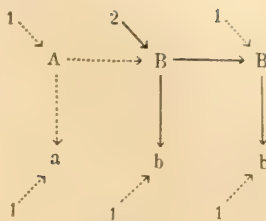


Fig. 2.

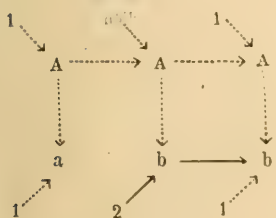


Fig. 3.

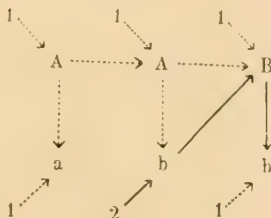


Fig. 4.

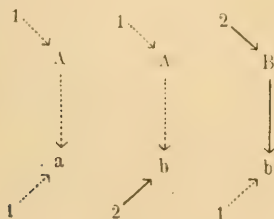


Fig. 5.

Fig. 1—4. Die verschiedenen Formen der „Vererbung erworbener Eigenschaften“. A der ursprüngliche, B der neue Genotypus; a der ursprüngliche, b der neue Phänotypus; 1 die ursprüngliche, 2 die neue Lebenslage. Diejenigen Faktorenkomplexe, deren Abänderung die Phänovariationen veranlassen, sind durch \rightarrow , die übrigen durch \rightarrow angegeben.

Fig. 1. Reine Phänovariationen.

Fig. 2. Genophänovariationen (infolge Mutation).

Fig. 3. Nachwirkung.

Fig. 4. Hypothetisch gebliebene Form: Somatogene Induktion der Reaktionsnorm.

Fig. 5. Innerhalb einer Population erfolgende Mutation (Genophänovariation), die in Richtung einer Modifikation (reinen Phänovariation) gelegen ist.

norm bedeutet, denn immer kehrt bei Herstellung der ursprünglichen Lebenslage der alte Phänotypus wieder, mag dieser Prozeß nun wenige oder viele Generationen beanspruchen.

Nachwirkung besitzt bei manchen Objekten einen stark kumulierenden Einfluß, wenn mehrere Generationen hintereinander der gleichen Lebenslage unterliegen; wir wollen im folgenden bei solchen Vorkommnissen von „kumulierter Nachwirkung“ oder „kumulierter Induktion“ sprechen. Nur durch Nachwirkung kann die oft außerordentliche Steigerung der Kunstrassen verstanden werden (Kronacher); mit Jollos deuten wir nicht durch Veränderung der Gene, sondern durch Nachwirkung die von Kammerer am Feuersalamander gefundene Vererbung „somatogener Veränderungen“; ähnlich sind wohl die Resultate dieses Autors an *Alytes* zu beurteilen. Eine Nachwirkung ist es zu nennen, wenn bei den interessanten Versuchen von Dürken an *Pieris brassicae* eine Erblichkeit des in farbigem Lichte erworbenen Farbkleides der Puppen hervortritt. Nicht bei allen Objekten macht sich eine Nachwirkung geltend, wie dies aus den Versuchen von Schleip an *Dixippus* hervorgeht, wo eine Erblichkeit der verschiedenen Färbungsvarietäten nicht besteht. Es sollte mich übrigens nicht wundern, wenn der Begriff der „Individualpotenz“, welcher bei den neueren Vererbungsforschern völlig in Mißkredit steht, von den praktischen Züchtern aber noch vielfach angewendet wird, eines Tages unter dem Namen einer Nachwirkung günstiger, bei den Vorfahren erfolgter Reaktionen wiederum seinen Einzug in die Vererbungsforschung halten würde.

Nachwirkung wird von manchen Autoren mit einer tatsächlichen und endgültigen Veränderung der Reaktionsnorm verwechselt. Wenn aber angegeben wird, in gewissen Fällen seien somatische Abänderungen in den Genbestand überführt werden, so würde dies nicht mehr und nicht weniger bedeuten, als daß die im Somateil abgelaufene, durch äußere Faktoren gegen früher abgeänderte Einzelreaktion die Reaktionsnorm in der Weise verschoben habe, daß der neue Phänotypus auch nach Rückkehr der alten Lebenslage wiederkehren muß (Fig. 4). Die reine Phänovariation hätte eine Genovariation hervorgerufen, welche in der nächsten Generation den Fortfall der Lebenslageänderung in der Weise ausgleicht, daß der neue Phänotypus fortbesteht. Derartiges ist einwandfrei bisher noch nicht beobachtet worden.

Welches ist nun das Vehikel, dessen sich die Nachwirkung bedient, um die kommenden Generationen zu treffen? Wir kennen bisher nur eine Reizleitung, welche hierzu geeignet wäre, das ist der Stoffwechsel des Körpers. Dürken hat durchaus recht, wenn er angibt, alle in Frage kommenden Versuche hätten bisher mit Sicherheit nur eine hologene somatische Induktion ergeben: eine merogene somatische Induktion werde sich

des Weges über die hologene bedienen. Dies will besagen, ein direkter Einfluß vom Somateil auf den entsprechenden Somateil der Nachkommen ist bisher noch nicht aufgezeigt: eine somatische Beeinflussung muß daher den Umweg über den Chemismus des Körpers nehmen, sei es mittels spezifischer Hormone oder durch sonstige, uns gänzlich unbekannte Agentien. Reaktionsnormänderungen kann man sich einerseits so erfolgend denken, daß in einer Keimzelle dieser Prozeß abläuft: dadurch wären sowohl das sich aus dieser später entwickelnde Individuum wie alle künftigen Generationen verändert. Andererseits ließe sich vorstellen, daß, während die individuelle Entwicklung schon im Ablauf begriffen ist, durch gemeinsame hologene Ursache die persönliche somatische Reaktion wie auch die Reaktionsnorm des Keimplasmas abgeändert wurde.

Nachwirkung (Induktion und Präinduktion) ist nichts Mystisches, sondern eine besonders aus der Züchtung wohlbekannte Erscheinung: auf die Steigerungsfähigkeit domestizierter Rassen vermittelt kumulierter Nachwirkung wurde bereits hingewiesen: durch Nachwirkung einer ungünstigen Lebenslage kann jedoch auch manches Merkmal (z. B. Frühereife) für mehrere Generationen verloren gehen (Kronacher). Dürken (1920) hat es bei seinen Versuchen über die Erbllichkeit des Farbkleides von *Pieris brassicae* sehr wahrscheinlich gemacht, daß für den Erfolg einer Nachwirkung auf die Färbung der Nachkommen die Färbung des elterlichen Somas keineswegs gleichgültig, sondern in hohem Grade wichtig ist. Oranges Licht, dem die Elterngeneration ausgesetzt wird, muß auf diese so einwirken, daß ihr Soma im Sinne des Versuches reagiert, nur dann kann die Färbung der Nachkommen erheblich in gleicher Richtung beeinflusst werden. Die Reaktion des elterlichen Somas besteht wahrscheinlich in einer Veränderung seines Chemismus, und in diesem wachsen dann die Keimzellen heran. Das Wesen einer kumulierten Nachwirkung würde danach wohl darin bestehen, daß sich unter dem Einfluß einer dauernd veränderten Lebenslage die Abänderungen des Stoffwechsels von Generation zu Generation summieren.

Die Vererbungsforschung hat uns gelehrt, daß bei gleichbleibendem Milieu eine Rassen-Eigentümlichkeit durch Selektion nicht beliebig steigerungsfähig ist, sondern daß gewisse Grenzen innegehalten werden, die, wenn sie erreicht sind, nicht überschritten werden können. Dagegen ist eine weitere phänotypische Steigerung in vielen Fällen sehr wohl möglich, wenn gleichzeitig auch noch mit einer Veränderung (Verbesserung) der Lebenslage gearbeitet wird, welche infolge kumulierter Nachwirkung die Variabilitätsgrenze von Generation zu Generation mehr und mehr verschiebt. So sind die heutigen Kunstrassen entstanden: einerseits durch „direkte Bewirkung“ (wobei kumulierte Nachwirkung die Reaktionen von einer Generation zur anderen „orthogenetisch“ veränderte), andererseits durch Selektion und Kreuzung derjenigen Blutlinien,

welche auf die dargebotene Lebenslage durch Ausbildung der erwünschtesten Phänovarianten reagierten. Eine Veränderung der Reaktionsnorm gegenüber dem Ausgangsmaterial geschah dabei stets nur durch Selektion und Kreuzung und durch eine gelegentliche Mutation, jedenfalls aber nach der hier vertretenen Auffassung nie durch kumulierte Nachwirkung.

Die Reaktionsmöglichkeiten sind bei jeder durch Nachwirkung geschaffenen Stufe eindeutig festgelegt: es gibt also in jeder Generation eine obere Grenze des Erreichbaren; damit ist aber noch nicht gesagt, daß nicht bei Weiterzüchtung eine Fortsetzung der Kumulierung und damit ein erneutes Hinausschieben der Grenzen erfolgen kann. So ist z. B. nicht einzusehen, warum wir mit unseren heutigen hochgezüchteten Kunstrassen das Maximum des Möglichen erreicht haben sollten, warum also nicht noch durch planmäßig kumulierte Nachwirkung weitere Erfolge sich erzielen lassen sollten (wenn wir von Kreuzungen, die ein ebensolches Resultat liefern könnten, zunächst einmal ganz absehen).

Steigerung eines Merkmals unserer domestizierten Rassen ist Anpassung an die Erfordernisse des Milieus: der ausschlaggebende Milieufaktor ist hier der Mensch. Genügt eine Rasse nicht den Anforderungen ihrer Lebenslage, vermag sie auf Grund ihrer Reaktionsnorm sich nicht anzupassen, so wird sie nicht weitergezüchtet, d. h. sie fällt der Ausmerzung anheim. Ich bin mir wohl bewußt, daß es immer etwas Mißliches hat, von den durch den Menschen bei Bildung einer Rasse geschaffenen Verhältnissen auf die entsprechenden Vorgänge in der Natur zu schließen; erlaubt ist ein solcher Schluß im allgemeinen wohl dann, wenn wir der natürlichen Selektion nicht zuviel zumuten und dieselbe sich mit der Rolle einer Elimination (Plate) bescheiden lassen.

Darüber, wie weit der Einfluß einer Nachwirkung überhaupt reichen kann, sind wir noch gar nicht orientiert: insbesondere haben wir keinerlei Vorstellung, in welchem Ausmaße bei Tier und Pflanze die Ausbildung der verschiedenen Organe und Merkmale überhaupt von einer Nachwirkung abhängig ist. Wir wissen also nicht, welche Charaktere innerhalb der Stammsreihe schon jeweils in der ersten durch sie ausgezeichneten Generation voll entwickelt waren und welche erst ganz allmählich durch kumulierte Induktion ausgebildet wurden. Man kann sich jedoch nach dem bisher Dargelegten vorstellen, daß es für das Erscheinen eines Charakters bei einem heute lebenden Organismus unter Umständen erforderlich ist, daß auch die vorausgehenden Generationen unter Bedingungen standen, welche bei ihnen die Ausbildung eben dieses Charakters hervorbrachten. Die Entstehung eines solchen Merkmals wäre hier nicht als plötzlich erfolgt zu denken, sondern als allmählich durch eine von Generation zu Generation sich steigernde Nachwirkung, ohne daß dabei eine größere Zahl von Reaktionsnormänderungen notwendig wäre.

Wie die sich steigende Ausbildung eines Merkmals nach der Plusseite allein schon durch kumulierte Nachwirkung vorstellbar ist, so können wir uns denken, daß auch Rudimentationsprozesse infolge kumulierender Wirkung einer Hemmung resp. infolge Ausfalls einer fördernden kumulierten Nachwirkung vor sich gehen. Die Vorstellung, daß bei Schwinden eines Merkmals Nachlassen einer Selektion, Überlebenbleiben der Minusmutanten und Vermischung derselben mit den Angehörigen des alten Typus allein verantwortlich sein sollen, hat etwas Unbefriedigendes.

Wir müssen nun eine Hilfsannahme machen, daß nämlich nicht nur bezüglich morphologischer und physiologischer, durch direkte Bewirkung von außen her hervorgerufener Variationen eine Nachwirkung vorliegen kann, sondern daß im Verlauf der Stammesgeschichte eine Nachwirkung auch bezüglich derjenigen Bildungsvorgänge eintreten vermag, welche zu funktionellen Strukturen führen. Durch unsere Erfahrungen zu beweisen ist diese Annahme vorderhand nicht, sie läßt sich bisher nur wahrscheinlich machen und bleibt also zunächst Hypothese. Sollen wir aber die embryonal angelegten Anpassungen an spätere Funktion allein durch Ausmerzungen aller derjenigen Biotypen erklären, welche während ihrer Embryogenese zufällig nicht solche Voranpassungen ausbildeten? Die Glaubensstärke des Forschers wird durch diese Theorie mindestens einer ebenso starken Belastungsprobe ausgesetzt wie durch die Annahme, die Funktion könne sich allmählich mit Hilfe einer (zwar hier noch nicht nachgewiesenen, sonst aber wohlbekannten) Nachwirkung bei späteren Generationen Geltung verschaffen.

Man verwechsle die vorgetragene Auffassung nicht mit jener anderen, nach welcher Reaktionen, die in mehr oder minder zahlreichen Generationen ablaufen, die Reaktionsnorm in entsprechendem Sinne abändern könnten. Die hier vorgeführte Ansicht besagt vielmehr, daß die Reaktionsnorm abgesehen von Genovariationen durch Faktorenkombination und von Mutationen – immer die gleiche bleibt; schrittweise verschiebt sich dagegen die Reaktionsweise. Reaktionsnorm und Reaktionsweise sind zwei verschiedene Begriffe: jede, auch die extremste Reaktionsweise ist potentiell innerhalb der Reaktionsnorm vorhanden, ob sie je realisiert wird, hängt davon ab, ob der adäquate Reiz auftritt, und dieser kann z. B. in einer kumulierten Nachwirkung bestehen.

Es bliebe nun noch die Aufgabe, an Hand einiger Beispiele die hier dargelegte Anschauung zu rechtfertigen. Darüber herrscht wohl keine Meinungsverschiedenheit, daß bei Tiefsee- und Höhlentieren die Pigmentarmut und die Reduktion der Augen bis zu völliger Blindheit eine Sekundärerscheinung ist. Die Potenz zur Bildung von Augen ist aber bei manchen dieser Formen (oder etwa bei allen?) noch vorhanden; dies lehrten die Versuche von Kammerer an *Protous*: durch geeignete Belichtung konnten großäugige Individuen erzeugt werden, während normalerweise in der Dunkelheit

das Auge über das Stadium der sekundären Augenblase nicht mehr weit hinausgelangt. Die Gene, welche der Ausbildung funktionsfähiger Augen vorstehen, sind bei *Proteus* also noch intakt geblieben: die phänotypische Reduktion der Augen ist bei dieser Art nicht durch Minusmutationen zu erklären, sondern meiner Ansicht nach durch die kumulierte Nachwirkung eines sich über viele Generationen erstreckenden Nicht-Gebrauchs (oder, vorsichtiger gesagt: eines Nicht-Belichtetseins). Vielleicht ist bei diesem Versuche an *Proteus* übrigens noch nicht alles Erreichbare mit einem Schlage gewonnen, und zwar wäre dies dann der Fall, wenn *Proteus* bei Haltung mehrerer Generationen unter den Versuchsbedingungen eine weitere Steigerung im Ausbildungsgrad der Augen zeigen würde. Ob ein solcher kumulierender Einfluß der Belichtung (und resp. oder der Funktion) vorhanden sein kann, läßt sich ohne einen derartigen Versuch nicht entscheiden, da wir behufs Vergleichung keine *Proteus*-Rasse in der Natur besitzen, welche mit wohlentwickelten und funktionsfähigen Augen versehen ist.

Bei einem Exemplar von *Proteus*, welches im Dunkeln aufwächst, finden die „Anlagen“ des Auges keine adäquate Lebenslage, mit welcher zusammen sie durch Ausbildung eines vollentwickelten Auges reagieren könnten: letztere unterbleibt also. Halten wir die Tiere dagegen in der Helligkeit, so ergibt die Reaktion: „Gene \times Belichtung“ „Augen“. Irgendeine andere Wirbeltierart, welche seit ungezählten Generationen in der Helligkeit lebt, zeigt die folgende Reaktion, welche zur Ausbildung von Augen führt: „Gene \times (Belichtung + kumulierte Nachwirkung einer solchen)“. Lassen wir ein Exemplar einer solchen Art im Dunkeln aufwachsen, so ergibt sich immer noch die Reaktion: „Gene \times kumulierte Nachwirkung“, wobei die Nachwirkung so stark sein wird, daß trotz Nicht-Belichtung des Individuums selbst immer noch vollentwickelte Augen resultieren. Würden wir *Proteus* mehrere Generationen hindurch belichten, so ergäben sich vielleicht gegen Ende des Versuches auf Grund der Reaktion: „Gene \times (Belichtung + kumulierte Nachwirkung)“ größere Augen als in der ersten Generation, wo lediglich die Reaktion: „Gene \times Belichtung“ vorliegt.

In diesem Zusammenhange muß auf die interessanten Untersuchungsergebnisse von Harms über die rudimentären Sehorgane des Dekapoden *Munidopsis polymorpha* hingewiesen werden, welcher in einer Höhle auf der Insel Lanzarote lebt. Der Grad der Rudimentation schwankt individuell. Harms nimmt an, daß bei den Vorfahren der heute lebenden Individuen die Augen bereits weiter rückgebildet waren als bei diesen letzteren, daß aber eine infolge Deckeneinsturzes wieder einsetzende geringe Beleuchtung der Höhle aus den rudimentären optischen Augenkeilresten eine Ausbildung von lichtrezeptorischen Elementen von neuem anregte. Diese Bildung von Kegelzellen mit Linse in den Augen soll also eine Anpassung an das diffuse Licht sein, welches von der (in historischer Zeit entstandenen) Durchbrechung

der Decke ausgeht, so daß jetzt Helligkeitswerte wahrgenommen werden können. Ich nehme an, daß während der phylogenetischen Prozesse des phänotypischen Verlorengehens und teilweise erfolgten Wiedergewinns der lichtempfindlichen Teile die Reaktionsnorm stets unverändert blieb. Nur die Reaktionsweise wechselte unter dem Einfluß des verschiedenartigen Milieus, und so entstanden differente reine Phanovariationen. Inwieweit auch hier Nachwirkung und Kumulierung derselben mitspricht, wissen wir nicht: vielleicht ist in dem Harmsschen Untersuchungsobjekt eines gegeben, mit dessen Hilfe sich der Klärung der Frage näher kommen ließe, welche Rolle eine Nachwirkung zu spielen vermag.

Eine kumulierte Nachwirkung scheint vorzuliegen bei der Ausbildung des Abdomens der Paguriden. Enthäuste Exemplare weisen nach Przibram bei der nächsten Häutung, in weniger ausgesprochener Weise auch schon früher innerhalb eines Monats, eine weitgehende Veränderung des Hinterleibs in der Richtung gegen die verwandten, nicht Gehäuse bewohnenden Arten auf. Die Veränderungen bestehen im Auftreten einer scharfen Gliederung, einer resistenteren Hautdecke und einer Verkürzung und Abplattung des Abdomens. Bei *Digamys* ist schon während des Aufenthalts im Gehäuse Pigmentierung vorhanden, bei *Eupagurus* dagegen nicht; nach der Entfernung aus dem Schneckenhaus tritt hier auch Pigmentierung und Zeichnung auf und zwar im Finstern ebenso rasch wie im Lichte. Die Potenzen zur Ausbildung eines Abdomens, wie es sich bei ungehäusten Arten findet, liegen also auch bei den Paguriden vor; durch Aufenthalt zahlreicher Generationen in Schneckenhäusern und durch kumulierten Einfluß dieses Milieus veränderte sich das Abdomen bis zu dem heute vorliegenden Grade, ohne daß wahrscheinlich die Reaktionsnorm sich veränderte. Daß dem so ist, dürfen wir daraus schließen, daß schon von einer Häutung zur anderen eine mehr oder weniger weitgehende Annäherung an ungehäuste Formen erfolgt. Vielleicht, daß die Ähnlichung sich zu einer vollkommenen machen ließe, wenn mehrere Generationen ohne Gehäuse gezüchtet würden; hier käme dann wieder eine kumulierte Nachwirkung der Gehäuselosigkeit in Betracht. An Objekten wie diesem muß sich die Frage lösen lassen: ist tatsächlich die Reaktionsnorm noch ganz die alte geblieben, oder ist dieselbe etwa schon teilweise in Richtung der Modifikationen (reinen Phanovariationen) verschoben. Das Reaktionsprodukt selbst (der Somateil) kann, und wenn es tausend- und millionenfach in aufeinanderfolgenden Generationen hervorgebracht wird, nach unseren heutigen Anschauungen die Reaktionsnorm nicht verändern. Nähmen wir eine derartige Verschiebungsfähigkeit an, so wäre dies eine neue und gänzlich unbewiesene Voraussetzung.

Dagegen kommt die Erscheinung wohl gelegentlich vor, daß „zufällig“ Mutationen in Richtung der Modifikationen gelegen sind. Denn die gleiche Phanovariation kann eine Genophäno- und eine reine Phanovariation sein

(Fig. 5), d. h. sie kann entweder durch eine genotypische und eine Lebenslagedifferenz erzeugt werden (vergl. die Towerschen Untersuchungen an *Leptinotarsa*, die Johannsenschen an der Bohne). Der Phänotypus wird in solchen Fällen durch Genovariationen in gleicher Richtung verschoben wie durch eine Lebenslageänderung, wobei sich der Genotypus derart ändert, daß der neue Phänotypus fortan auch bei der alten Lebenslage erscheint. Ein kausaler Zusammenhang zwischen solchen reinen Phänovariationen und Genophänovariationen (falls sie sich nacheinander bei Eltern und Nachkommen ereignen) besteht jedoch nicht; es werden dann also nicht etwa die Genovariationen durch die Phänovariationen verursacht! Modifikationen und Mutationen liegen zwar unter Umständen in gleicher Richtung, aber nicht etwa deshalb, weil das Reaktionsprodukt die Reaktionsnorm zu verschleiben vermag, sondern weil in solchen Fällen in Soma und Keimplasma dieselbe Substanz vorliegt, welche auf den gleichen Reiz in identischer Weise reagiert. Es könnten nun bei den Paguriden oder bei sonstigem Material — wie ich nochmals betone: zufällig — bezüglich des untersuchten Merkmals Genovariationen vorhanden sein, die in Richtung der reinen Phänovariationen gelegen sind; mit Sicherheit läßt sich derartiges nicht voraussagen: für *Proteus* trifft dies jedenfalls wohl nicht zu.

Ich sprach in meiner „Rassen- und Artbildung“ anlässlich der Erörterung einer Entstehung komplizierterer Organe von orthogenetischen Mutationen und möchte die Annahme solcher weiterhin aufrecht erhalten. Doch seien die genannten Ausführungen dahin ergänzt, daß auch der kumulierten Nachwirkung weitgehend ein orthogenetischer Effekt zukommt. Orthogenetische Mutationen müssen meines Erachtens bei komplizierten Bildungen, wie z. B. dem Auge, deshalb vorliegen, weil selbst die kompliziertest arbeitende und intensivste kumulierte Nachwirkung solche Organe wohl nicht gleichsam aus dem „Nichts“ schaffen kann. Es muß also gelegentlich vorkommen können, daß die Reaktionsnorm in Richtung auf eine erhöhte Zweckmäßigkeit sich verändert, d. h. daß auf Grund einer Genovariation sich bei der alten Lebenslage ein zweckmäßigerer Phänotypus ausbildet. Daß aber andererseits hoch differenzierte Organe plötzlich, ohne langwierig erzüchtet zu sein, auftreten können, zeigen die Heteromorphosen, wie sie z. B. Herbst bei Dekapoden durch Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle der Augen erzielte. Es liegen also vielleicht zahlreiche Potenzen auch zu komplizierteren Bildungen in den Organismen bereit, ohne daß sie sich uns manifestieren; zu ihrem phänotypischen Erscheinen bedarf es überhaupt keiner Reaktionsnormänderung, sondern nur des auslösenden Faktors.

Über den Umfang, in welchem sich Nachwirkung im einzelnen überhaupt geltend machen kann, lassen sich zunächst nur Vermutungen anstellen, da es sich um ein fast ganz unbekanntes Gebiet handelt. Deshalb halte ich es für wichtig, die Rolle der Nachwirkung und insbesondere die der kumu-

lierten Nachwirkung in Zukunft eingehend zu studieren und abzugrenzen. Bei *Proteus* ließ sich das Wiedererscheinen von Augen mit einem Schlage erzielen, während die Rudimentation wahrscheinlich große Zeiträume beanspruchte. Andererseits kann das Verschwinden eines bestimmten Charakters rasch vor sich gehen, wohingegen das Wiedererwecken desselben mehrere Generationen erfordert. Hierher gehören gewisse physiologische Merkmale unserer Haustierrassen wie z. B. Frühreife und Milchleistung. Bezüglich der Färbung kann eine Nachwirkung schon von einer Generation auf die andere zu konstatieren sein (*Salamandra, Pieris*). Ich möchte der Vermutung Raum geben, daß auch jede Art der Funktion mit Hilfe der von ihr veranlaßten strukturellen Abänderungen eine Nachwirkung auszuüben vermag, ohne dabei die Reaktionsnorm beeinflussen zu können, daß aber ein phänotypisches Manifestwerden solcher Nachwirkung erst nach zahlreichen Generationen möglich ist.

Derartige Prozesse wären ein Gegenstück zu den oben besprochenen Rudimentationserscheinungen, welche ein jeder Morphologe unbedenklich auf das seit vielen Generationen anhaltende Nicht-Funktionieren zurückführt. Organe, welche offensichtlich einer im Lauf der Phylogenese sich verstärkenden Rudimentierung unterliegen, können nach meiner Auffassung also solche sein, bei denen die Nachwirkung einer Funktion im Abklingen begriffen ist. Das Nicht-Funktionieren übt nun nicht schon, wenn es nur bei einer Generation vorlag, eine Nachwirkung aus, sondern offenbar erst bei Durchführung in zahlreichen Generationen. Für eine irgendwie veränderte Funktion nehme ich gleichfalls an, daß dieselbe nicht schon nach einer Generation, sondern erst nach zahlreichen den Phänotypus durch Nachwirkung und kumulierte Nachwirkung in Richtung auf erhöhte Funktionsfähigkeit und Zweckmäßigkeit umgestaltet. Selektionsprozesse können dabei insofern eingreifen, als allzu unzweckmäßig reagierende Biotypen eliminiert werden. Zufällig ereignet sich dann vielleicht auch einmal eine Genophänovariation, welche in Richtung der reinen Phänovariationen gelegen ist. Daß Mutationen gelegentlich der Richtung der Modifikationen folgen, setzt noch keine immanente Zweckmäßigkeit voraus; in dem bisher beigebrachten Beobachtungsmaterial liegen überdies solche Ereignisse vor.

Was die Reizleitung betrifft, deren die Nachwirkung einer Funktion sich bedienen könnte, so ist zuzugeben, daß wir sie nicht kennen. Dies allein ist aber noch kein Beweis gegen ihr Bestehen. Uns ist auch noch der Weg unbekannt, den die Nachwirkung der elterlichen Färbung bei *Salamandra* und *Pieris* nimmt und doch läßt sie sich nicht weglegen. Dieser Weg muß aufgedeckt werden: hierbei haben wir uns an die Konzeption Dürkens zu halten, daß eine merogene (von einem Somateil erfolgende) Induktion wohl nur über die hologene (den ganzen Stoffwechsel betreffende) Induktion erfolgen kann.

Die Behandlung der Frage, auf welche Weise im Tierreich Augen und andere komplizierte Organe entstanden sind, kann immer nur zu vorläufigen Resultaten führen. Trotzdem soll dieselbe hier berührt werden. Besaßen vielleicht die verschiedenen Tiergruppen überhaupt an sich schon von einer gewissen Organisationshöhe an die Potenz, auf Lichtwirkung mit Augenbildung zu reagieren? (vergl. die Anschauungen, welche O. Hertwig gerade über diesen Punkt entwickelt hat). Ich möchte annehmen, daß zur Augenbildung einerseits eine Anzahl orthogenetischer, in der Natur der organisierten Materie begründeter Mutationen vonnöten ist, daß aber im übrigen der Gang der Orthogenese durch den kumulierenden Einfluß geleitet wird, den die Nachwirkung von Belichtung und Funktion auf den Phänotypus ausübt. Modifikationen (reine Phänovariationen) sind oft äußerst zweckmäßig; dies würde verständlich machen, warum ihre Nachwirkung zweckmäßige Bildungen hervorbringen und fördern kann. Ist also vielleicht der Genbestand, welcher den phänotypischen Komplex: „Augen mit Nebenapparaten“ kontrolliert, bei augenlosen und mit Augen ausgestatteten Tieren nicht gar so sehr verschieden, als wie man bei bloß phänotypischer Beurteilung denken sollte? Ein bedeutender Unterschied liegt dagegen vielleicht bezüglich der von den Vorfahren überkommenen Nachwirkung vor. Man wende nicht ein, daß bei *Proteus* sich Augen mit einem Schlage erzeugen ließen; denn hier kommt es immer noch zur Bildung sekundärer Augenblasen, von denen aus eine solche plötzliche Weiterdifferenzierung möglich ist, wie der Versuch es lehrt. Wenn das Auge erst einmal aus dem Phänotypus ganz verschwunden ist, so wird sich möglicherweise bei manchen Gruppen dasselbe phänotypisch überhaupt nicht mehr wiederherstellen lassen, bei anderen vielleicht nur durch langanhaltende kumulierte Nachwirkung.

Die Einschaltung einzelner orthogenetischer Mutationen in die Reihe der durch kumulierte Nachwirkung entstandenen zweckmäßigen Phänovariationen hilft uns über die Schwierigkeit hinweg, die sich ergibt, wenn wir den extremen Standpunkt einnehmen wollten, alle Organe entstünden nur durch kumulierte Nachwirkung ohne jede Änderung des Genbestandes. Denn wie sollte eine so überaus zweckmäßige Reaktionsnorm entstanden zu denken sein, welche bereits Reaktionspotenzen in sich birgt, die sich erst nach ungezählten Generationen bewähren können! Selektion allein kann nach meinem Dafürhalten nicht die Entstehung komplizierterer Organe erklären und sei es auch in der Form, daß zufälliges Passen und Ausmerzung des Nicht-Passenden die Erscheinung der Anpassung und der Voranpassung erzeugt. Ich muß daran festhalten, daß orthogenetische Mutationen und kumulierte Nachwirkung der bei den Vorfahren abgelaufenen Bildungsprozesse hier von wesentlicherer Bedeutung sind.

Literatur.

- Alverdes, F., Rassen- und Artbildung. Abhandl. z. theoret. Biol. Heft 9. Berlin 1921.
(Siehe hier diejenige Literatur, welche in vorliegendem Verzeichnis vermißt wird.)
- Dürken, B., Über die Wirkung farbigen Lichtes auf Puppen und Falter von *Pieris brassicae* und die Beschaffenheit der unbeeinflußten Nachkommen. Vorl. Mitt. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl. 1918.
- Versuche über die Erblichkeit des in farbigem Lichte erworbenen Farbkleides der Puppen von *Pieris brassicae*. 2. Vorl. Mitt. Ibid. 1919.
- Dasselbe. 3. Vorl. Mitt. Ibid. 1920.
- Harms, W., Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendecapoden *Munidopsis polymorpha* Koelbel aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Llanzarote. Zool. Anz. Bd. 52. 1921.
- Herbst, C., Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. Arch. Entw.-Mech. Bd. 9. 1900.
- Kammerer, P., Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguinus* Laur. Arch. Entw.-Mech. Bd. 33. 1912.
- Przibram, H., Differenzierung des Abdomens enthäuster Einsiedlerkrebse (*Paguridae*). Arch. Entw.-Mech. Bd. 23. 1917.
- Schleip, W., Über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung von *Diippus* und die Frage der Erblichkeit des erworbenen Farbkleides. Zool. Anz. Bd. 52. 1921.

Die Grenzen der Mendelschen Vererbung.

Von Heinrich Prell, Tübingen.

(Eingegangen am 25. November 1920.)

„Mendeln heißt, den Mendelschen Regeln folgen“. Diese auf de Vries zurückgehende Definition ist kürzlich von Lehmann mit aller Schärfe wieder aufgegriffen worden. Bei der Fülle der verwickelten Vererbungsverhältnisse, welche in den letzten Jahren bekannt geworden sind, ist eine solche Begriffsungrenzung zweifellos wichtig und beachtenswert, und es ist sicher zu wünschen, daß sie auch praktisch Anwendung findet. Voraussetzung für diese praktische Anwendung des Begriffes des Mendelns und der Mendelschen Vererbung ist eine vollkommene Klarheit über das, was die Mendelschen Regeln besagen. Auch die kritische Zusammenstellung von Lehmann scheint hier noch hinreichend Raum zu weiterer Diskussion gelassen zu haben.

Zwei Möglichkeiten zur Umgrenzung der Mendelschen Vererbung sind zu berücksichtigen. Die eine fußt auf der Überlegung, daß als Mendelsche Regeln alle die Gesetzmäßigkeiten bezeichnet werden müssen, welche bei den Mendelschen Fundamentalversuchen zutage traten. Die andere

begnügt sich mit der Auffassung, daß nur die wichtigsten Charakterzüge der Mendelschen Versuche die Bewertung als Mendelsche Regeln verdienen. Diese weitere Fassung des Begriffs der Mendelschen Vererbung, nach welcher zu derselben alle Erbgänge mit gesetzmäßig ungleichmäßiger Anlagenverteilung gehören, dürfte gegenwärtig die bevorzugtere sein. Mendels' eigene Versuchsergebnisse wären also nur einfache Spezialfälle der nach ihm benannten Vererbungsweise. Ohne die Berechtigung dieser Zusammenfassung der einfacheren und komplizierteren Erbgänge mit gesetzmäßig ungleichartiger Anlagenverteilung als allgemeine Mendelsche Vererbung bestreiten zu wollen, möge hier doch zur Vermeidung von Mißverständnissen die engere Umgrenzung des Mendels durchgeföhrt werden. Unter Ausscheidung der anderen später beobachteten und analysierten Vererbungsweisen von größerer Komplikation als selbständige Vererbungstypen (Prel) sei daher im Anschlusse an Lehmann der Name der Mendelschen Vererbung ganz der speziellen, von Mendel selbst beobachteten Vererbungsweise vorbehalten.

Mendel hat aus seinen Versuchsergebnissen mit *Pisum* eine Reihe von Leitsätzen abgeleitet, welche die Grundlage der nach ihm benannten Vererbungsweise bilden. Die scharfe Präzisierung seiner Resultate und ihre Fassung in kurzen Gesetzen oder Regeln hat er unterlassen. Erst die Wiederentdecker und Ausgestalter seines Werkes haben diese Lücke auszufüllen gesucht. Bei zwei Regeln hat das unmittelbar im Anschluß an Mendels eigene Angaben geschehen können. Es sind dies die beiden Sätze, welche gegenwärtig meist als Spaltungsregel (de Vries) und als Unabhängigkeitsregel bezeichnet zu werden pflegen, und welche seither in der verschiedensten Form ausgedrückt worden sind.

Die erste dieser Regeln betrifft das Verhalten der Faktoren innerhalb der allelomorphen Anlagenpaare bei der Gametenbildung, also den Vorgang, welchen Correns als die zygolytische Spaltung bezeichnete. Es erscheint zweckmäßig, gemäß Lehmanns Vorschlag den Ausdruck des „Spaltens“ ausschließlich für diese Scheidung und Verteilung der identischen oder reziproken Anlagenpaarlinge zu verwenden.

Die Mendelsche Spaltungsregel baut sich im wesentlichen auf die folgenden Sätze auf: „Werden zwei Pflanzen, welche in einem oder mehreren Merkmalen konstant verschieden sind, durch Befruchtung verbunden, so gehen die gemeinsamen Merkmale unverändert auf die Hybriden und ihre Nachkommen über; je zwei differirende hingegen vereinigen sich an der Hybride zu einem neuen Merkmale, welches gewöhnlich an den Nachkommen denselben Veränderungen unterworfen ist“ (S. 6). In manchen Fällen besitzt dabei „das eine der beiden Stammmerkmale ein so großes Übergewicht, daß es schwierig oder ganz unmöglich ist, das andere an der Hybride aufzufinden“ (S. 10). Bei den Nachkommen der Hybriden treten dann „nebst den domi-

nirenden Merkmalen auch die rezessiven in ihrer vollen Eigentümlichkeit wieder auf“ (S. 11) und zwar „ohne irgend eine wesentliche Abänderung. Übergangsformen wurden bei keinem Versuche beobachtet“ (S. 12). Daraus „wird nun ersichtlich, daß die Hybriden je zweier differirender Merkmale Samen bilden, von denen die eine Hälfte wieder die Hybridenform entwickelt, während die andere Pflanzen gibt, welche constant bleiben und zu gleichen Teilen den dominirenden und rezessiven Charakter erhalten“ (S. 16). Kürzer und klarer ist die Fassung von Correns: „Die korrespondierenden Anlagen der Eltern (die sich bei der Entstehung des Bastards vereinigt hatten, und während seiner vegetativen Entwicklung vereinigt blieben) werden schließlich wieder getrennt, worauf die einzelne Keimzelle des Bastards entweder die Anlage (für das Merkmal) des einen Elters oder die Anlage (für das Merkmal) des anderen Elters enthält, nicht mehr beide, und zwar so, daß in der Hälfte der Keimzellen die eine, in der Hälfte die andere Anlage vertreten ist“ (S. 31).

Die andere der beiden Regeln bezieht sich auf das Verhalten verschiedener Anlagenpaare zueinander, also auf den Vorgang, welchen Correns als seirolytische Spaltung bezeichnet hat. Entsprechend Lehmanns Ausführungen sollte hierfür grundsätzlich der Ausdruck des „Spaltens“ vermieden werden; vielleicht ist es zweckmäßig, dafür den Begriff des „Trennens“ in entsprechender Weise zu verwenden.

Die Mendelsche Unabhängigkeitsregel besagt, „daß constante Merkmale, welche an verschiedenen Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Combination möglich sind“ (Mendel, S. 22).

Neben diesen beiden Regeln wird gegenwärtig gewöhnlich noch ein dritter Satz genannt und, auch von Lehmann, als eine Mendelsche Regel bezeichnet. Es ist dies die Uniformitätsregel, nach welcher die erste Bastardgeneration gleichartig erscheinen soll.

Mendel selbst nennt die Gleichheit der primären Bastarde nicht als ein besonderes neues Resultat seiner Versuche, sondern stellt nur fest, daß seine Versuche eine Bestätigung hierfür gebracht hätten. Was er mit der Gleichheit meint, hat er an verschiedenen Stellen unzweideutig ausgedrückt. Er versteht darunter „die allseitig bestätigte Erfahrung, daß es für die Gestalt der Hybride gleichgültig ist, welche von den Stammformen die Samen- oder Pollenpflanze war“ (S. 41). Genauer führt er denselben Gedanken bei der Erörterung über die Befruchtungszellen der Hybriden aus (S. 25). Und über die Bedeutung seiner Versuche hierzu sagt er: „Es wurde ferner durch sämtliche Versuche erwiesen, daß es völlig gleichgültig ist, ob das dominirende Merkmal der Samen- oder Pollenpflanze angehört; die Hybridform bleibt in

beiden Fällen genau dieselbe. Diese interessante Erscheinung wird auch von Gärtner hervorgehoben, mit dem Bemerkens, daß selbst der geübteste Kenner nicht im Stande ist, an einer Hybride zu unterscheiden, welche von den beiden verbundenen Arten die Samen- oder Pollenpflanze war“ (S. 10).

Die Äußerung Gärtners, auf welche Mendel hier anspielt, lautet vollständig: „Die wichtigste und interessanteste Erscheinung bei der Kreuzung¹⁾ der Pflanzen in der Bastardzeugung ist die vollkommene Gleichheit der beiderlei Produkte; indem die, aus der einen wie aus der anderen Befruchtung erzeugten Samen Pflanzen von der vollkommensten Ähnlichkeit hervorbringen: so daß die verschiedene Entstehung und Abstammung bei der sorgfältigsten Untersuchung der beiderlei Bastarde in Beziehung auf ihre Bildung und Typus nicht den geringsten Unterschied darbietet: und auch der geübteste Kenner einer Hybridenart nicht imstande ist, den Ursprung des Bastards nach dem Geschlecht der Eltern zu unterscheiden Hierin stimmen unsere Beobachtungen mit den Kölreuterschen vollkommen überein“ (S. 222/23). „Wir haben es daher als konstantes Gesetz der Bastardzeugung gefunden, daß die aus der ursprünglichen Bastardbefruchtung mit zwei reinen Arten erzeugten Samen lauter Samenpflanzen von gleicher Gestalt hervorbringen, und daß, so oft man auch die Bastardbefruchtungen mit den nämlichen Arten wiederholen mag, immer wieder dieselben Formen von Bastardpflanzen gebildet werden“ (S. 235).

Kölreuter schließlich, der Entdecker der Uniformität, stellte sie 1762 fest, als ihm zum ersten Male die reziproke Bastardierung zu *Nicotiana rustica* ♀ × *Nic. paniculata* ♂ (bekannt seit 1760), also *Nic. paniculata* ♀ × *Nic. rustica* ♂, gelungen war. Er sagt über diese beiden reziproken Bastarde, „sie sind . . . in allen Stücken so ähnlich gewesen, als ein Ey dem anderen, so ähnlich, daß ich selbst öfters beyderley Arten nicht hätte von einander unterscheiden können, wenn sie nicht an den Nummern zu erkennen gewesen wären: ein Umstand, der die Lehre von der Erzeugung durch beyderley Saamen-aufs neue bestätigt“ (S. 45). Die gleiche Beobachtung machte er bei den reziproken Bastardpaaren mehrerer Artkreuzungen (S. 102 [2], 160 [2], 169, 176, 177, 479) und einiger Rassenkreuzungen (S. 67, 161, 162, 240). Ein Gesetz leitete er daraus aber nicht ab, vermutlich, weil die Uniformität bei seinen Versuchen manchmal nicht vollständig war (S. 175, 182, 187, 209, 216) oder geradezu fehlte (S. 241), so daß bei den Bastarden zweier *Aquilegia*-Arten „die große Verschiedenheit in dem Bau und der Farbe ihrer Blumen“ (S. 244) hervorzuheben war.

Die Uniformitätsregel ist im Laufe der Zeit wiederholt in recht verschiedener Form ausgesprochen worden, und dabei ist ihr Sinn vielfach recht

¹⁾ Unter Kreuzung verstehen Gärtner und Kölreuter nur die reziproke Bastardzeugung: „Von der Kreuzung oder dem Wechsel der Stamelterne bei der Bastardbefruchtung“ (Gärtner, S. 220).

erheblich berührt worden. Da es sich aber kaum entscheiden läßt, ob es sich dabei um sachlich andere Auslegungen oder formell weniger eindeutige Fassungen handelt, darf von einer Gegenüberstellung dieser Fassungen abgesehen werden. Nach den eigenen Worten Mendels wäre es also wohl richtiger, die Uniformitätsregel, welche er nur erwähnt und gleichsam als selbstverständliche Unterlage seiner Untersuchungen ansieht, nicht ihm, sondern Gärtner zuzuschreiben, und danach als Gärtnersche Regel zu bezeichnen.

Die Gärtnersche Uniformitätsregel lautet etwa: Die reziproken Bastarde der ersten Bastardgeneration (F_1) stimmen, innerhalb der Grenzen der Modifizierbarkeit, individuell miteinander völlig überein.

Eine weitere Regel, welche im Zusammenhange mit den Mendelschen Versuchen aufgestellt wurde, ist die Dominanzregel oder Prävalenzregel (Correns '00), welche das Aussehen der primären Bastarde schärfer zu präzisieren sucht. Sie fußt auf dem schon oben zitierten Satze Mendels, daß häufig die beiden Merkmale eines Merkmalspaares beim Bastard ungleich in Erscheinung treten.

Mendel selbst hat den Valenzverhältnissen der Anlagen in den allelomorphen Paaren keinen größeren Wert beigemessen. „Schon die Versuche, welche in früheren Jahren an Zierpflanzen vorgenommen wurden, lieferten den Beweis, daß die Hybriden, in der Regel nicht die genaue Mittelform zwischen den Stammarten darstellen. Bei einzelnen mehr in die Augen springenden Merkmalen, wie bei solchen, die sich auf die Gestalt und Größe der Blätter, auf die Behaarung der einzelnen Teile usw. beziehen, wird in der Tat die Mittelbildung fast immer ersichtlich, in anderen Fällen hingegen besitzt das eine der beiden Stammmerkmale ein so großes Übergewicht, daß es schwierig oder ganz unmöglich ist, das andere an der Hybride aufzufinden“ (S. 10). Demgegenüber wurde das Durchschlagen des einen Merkmals eines antagonistischen Merkmalspaares beim Bastarde von anderer Seite in den Vordergrund des Interesses gestellt. Da die erstmalige ausdrückliche Fassung dieses Verhaltens als Vererbungsregel wohl auf de Vries zurückgeht, darf man hier vielleicht von einer de Vriesschen Regel sprechen.

Die de Vriessche Dominanzregel lautet: „Von den beiden antagonistischen Eigenschaften trägt der Bastard stets nur die eine, und zwar in voller Ausbildung. Er ist somit von einem der beiden Eltern in diesem Punkte nicht zu unterscheiden. Mittelbildungen kommen dabei nicht vor“ (S. 84).

Außer den genannten Regeln, welche im Laufe der Zeit aus den Mendelschen Versuchsergebnissen abgeleitet worden sind, ist noch eine weitere hervorzuheben, auf welche anscheinend bislang zu geringer Wert gelegt worden ist. Das ist um so überraschender, als auf dieser Regel eigentlich das ganze Gebäude der Mendelschen Entdeckung beruht. Mendel

entwickelt die Unterlagen für diese Regel, welche das Verhalten der Nachkommen von polyhybriden Bastarden behandelt, an verschiedenen Stellen. „Die Nachkommen der Hybriden, in welchen wesentlich verschiedene Merkmale vereinigt sind, stellen die Glieder einer Kombinationsreihe vor, in welchen die Entwicklungsreihen für je zwei differierende Merkmale verbunden sind“ (S. 22). Grundcharakter ist also das Innehalten von charakteristischen Zahlenverhältnissen der in F_2 auftretenden verschiedenen Typen von Nachkommen. Man bezeichnet dies zweckmäßig kurz als das Innehalten der „Mendelschen Zahlenverhältnisse“. Nur Tschermak scheint die selbständige Bedeutung dieses Auftretens bestimmter Zahlenverhältnisse erkannt zu haben: sein auf das Verhalten der Diplonten gegründeter „Satz von der gesetzmäßigen Mengenwertigkeit der Merkmale“ (S. 36) war aber zu einseitig gefaßt, als daß er sich hätte durchsetzen können. Mendel war in das Problem bereits tiefer eingedrungen und hatte es weitergehend analysiert: an anderer Stelle heißt es bei ihm: „Es ist auf experimentellem Wege die Annahme gerechtfertigt, daß die Erbsenhybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen constanten Formen entsprechen, welche aus der Kombinierung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen“ (S. 28). Wieder liegt der Ton auf der gleichen Anzahl der von jeder Sorte gebildeten Gameten, also auf dem Zahlenverhältnis. Gerade die Übertragung auf die Gameten ist dabei von größter Bedeutung, denn sie bahnt schon das Verständnis an für die vielen Fälle, in welchen das Zahlenverhältnis der Hybriden durch das Eingreifen von Elimination oder Prohibition sekundär gestört wird.

Es erscheint notwendig, auch diesen Zug der von Mendel entdeckten Vererbungsweise gesondert zu fassen und als Mendelsche Regel zu bezeichnen. Seine meist als selbstverständlich angenommene Einbeziehung in die Unabhängigkeitsregel dürfte weniger zweckmäßig sein.

Die Mendelsche Äquiproportionalitätsregel würde also besagen, daß Hybriden ihre verschiedenen Gameten stets in gleicher Anzahl ausbilden.

Mit diesen 5 Regeln, welche letzten Endes das Ergebnis der Mendelschen Entdeckungen und ihres weiteren Ausbaus sind, dürfte zunächst die Zahl der Vererbungsregeln geschlossen sein, welche als „Mendelsche Regeln“ bezeichnet werden können oder so bezeichnet worden sind.

Will man nun den Begriff der Mendelschen Vererbung oder des Mendelns nach den dafür gültigen Regeln definieren, so ist es nötig, diese Regeln zuvor auf ihre Bedeutung zu prüfen, um Unrichtiges oder Überflüssiges auszuschalten.

Die Dominanzregel hat ihre Bewertung als eigentliche Vererbungsregel schon längst verloren. Daß sie von Mendel nicht nur nicht aufgestellt, sondern eher auf Grund seiner eigenen und der bereits vorliegenden älteren

Versuchsergebnisse abgelehnt worden ist, wurde bereits erwähnt. Die Folge hat gelehrt, daß es sich hier in der Tat um keine Regel handelt, sondern nur um den Charakter des Verhaltens einer beschränkten Gruppe von Spezialfällen. „Ob überhaupt völlige Dominanz häufig vorkommt, ist mir fraglich. Scheinbar völlige Dominanz beruht eben wohl oft nur auf unserem mangelhaften Unterscheidungsvermögen“ (Baur, S. 76). „Jedenfalls kann von einer Gesetzmäßigkeit bei der Erscheinung der Dominanz nicht die Rede sein: die Gestaltung der F_1 -Generation ist von verschiedenen Faktoren unbekannter Natur abhängig“ (Kronacher, S. 169). Schließlich ist noch zu berücksichtigen, daß die Dominanzregel sich nicht mit der Verteilung von Anlagen, sondern mit der Qualität von Merkmalen beschäftigt, ein Gesichtspunkt, der mit eigentlicher Vererbung nichts weiter zu tun hat. Die Dominanzregel scheidet daher für die Umschreibung des Mendels vollkommen aus.

Die Uniformitätsregel wird vielfach als einer der wichtigsten Charaktere des Mendels betrachtet. Es ist dabei zunächst hervorzuheben, daß sie nicht von Mendel stammt. Ganz abgesehen davon ist die hohe Bewertung der Uniformitätsregel auch aus anderen Gründen anfechtbar. Mendel suchte das Verhalten der Eigenschaften im Laufe der Generationen zu ermitteln. Er war also bestrebt, zu allgemein gültigen „Gesetzen“ zu gelangen. Zu diesem Zwecke bastardierte er Individuen von verschiedenartigster Zusammensetzung der Merkmale und zwar kreuzte er sowohl homozygote Individuen miteinander, wie auch homozygote mit heterozygoten (S. 25), und wahrscheinlich auch heterozygote (S. 22) miteinander. Die gemeinsame Frucht aller dieser Versuche waren dann seine Regeln, nach denen die Merkmale der Eltern bei der Nachkommenschaft wiederkehren. Und nur diese Regeln faßte er in besondere Leitsätze. Für seine Zwecke mußte es also ganz belanglos bleiben, von was für Material er ausging. Die Uniformitätsregel ist nun weiter nichts, als die klare Fassung dessen, was bei der Kreuzung zweier homozygoter Individuen geschieht. Irgend eine allgemeine Bedeutung hat die Regel nicht, denn schon bei der Kreuzung heterozygoter Individuen unter sich oder mit homozygoten versagt sie grundsätzlich. Dieses Versagen soll nicht unterschätzt werden. Man könnte selbstverständlich den Begriff des Mendels gewaltsam einengen auf die Kreuzungen, welche von homozygoten Individuen ausgehen. Aber man muß sich dessen bewußt bleiben, daß bei gonochoristischen Organismen eines der beiden Geschlechter in bezug auf die Geschlechtsbestimmung heterozygot ist, und daß die primäre Bastardgeneration stets nicht uniform ist, nämlich eben in bezug auf das Geschlecht. Ob man aber die gonochoristischen Organismen grundsätzlich vom Mendeln ausschließen will, muß dahingestellt bleiben; zweckmäßig wäre das wohl kaum. Irgend etwas prinzipiell Neues bringt die Uniformitätsregel vererbungstheoretisch also nicht, da sie nur einen Hinweis auf die Kombination der Anlagen enthält, welche sich aus Spaltungsregel und Unabhängigkeitsregel von selbst ergibt.

Bei dieser Gelegenheit darf darauf hingewiesen werden, daß überhaupt die Uniformitätsregel, ähnlich wie die Dominanzregel, ganz aus dem Rahmen des Übrigen herausfällt. Die Vererbungslehre im eigentlichen engeren Sinne beschäftigt sich nur mit dem Verhalten von Anlagen; die Uniformitätsregel bezieht sich demgegenüber auf das Verhalten von Merkmalen. Die Uniformitätsregel ist daher im Grunde genommen keine Vererbungsregel. Die Uniformitätsregel betrifft bereits die Manifestation von Anlagen, also einen entwicklungsmechanischen Vorgang; das heißt mit anderen Worten, daß sie ins Gebiet der Phänogenetik (Haecker) gehört. In diesem Sinne darf man die Uniformitätsregel vielleicht als einen Erfahrungssatz der Phänogenese oder entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsbestimmung bezeichnen. Als solcher fußt die Uniformitätsregel auf der Grundregel der Phänogenese, nach welcher gleiche Anlagen unter gleichen Bedingungen stets gleiche Merkmale hervorbringen. Diese Überlegungen dürften dafür sprechen, daß die Uniformitätsregel für den Charakter der Mendelschen Vererbung ohne Bedeutung ist, und daher ebenfalls für die Definition des Mendels ausschcidet.

Die Spaltungsregel und die Unabhängigkeitsregel sind von Mendel selbst aufgestellt worden. Wenn ihre Fassung auch etwas geändert und präzisiert werden mußte, so läßt sich doch an ihrer Natur als Mendelsche Regel nicht zweifeln.

Die Äquiproportionalitätsregel, welche ebenfalls von Mendel betont, später aber aus verschiedenen Gründen weniger berücksichtigt wurde, ist in ihrer Bedeutung bereits hinreichend hervorgehoben worden, so daß auch ihre Zugehörigkeit zu den „Mendelschen Regeln“ als gesichert gelten darf.

Unter Ausscheidung der übrigen bleiben also nur die drei letztgenannten Regeln übrig, welche Anspruch darauf machen können, die Mendelsche Vererbung zu umschreiben und als Mendelsche Regeln zu gelten. Der Übersichtlichkeit wegen ist es vielleicht zweckmäßig, sie nochmals im Zusammenhange wiederzugeben.

I. Spaltungsregel oder Regel von der Spaltung der allelomorphen Anlagenpaare: Für die Bildung der Geschlechtszellen spalten sich die allelomorphen Anlagenpaare in die Einzelanlagen, durch deren Konjugation sie entstanden waren; in jede der entstehenden Geschlechtszellen gelangt dabei stets und nur je ein Paarling eines jeden Anlagenpaares.

II. Unabhängigkeitsregel oder Regel von der unabhängigen Trennung der verschiedenen Anlagen: Für die Bildung der Geschlechtszellen trennen und verteilen sich die einzelnen Anlagen unabhängig voneinander; in den Geschlechtszellen können sie dabei in beliebiger Kombination zusammentreten.

III. Äquiproportionalitätsregel oder Regel von der gleichartigen Verteilung der verschiedenen Anlagen: Für die Bildung der Geschlechts-

zellen kombinieren sich die einzelnen Anlagen nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung miteinander: die vorkommenden Sorten von Geschlechtszellen entstehen also (primär) in gleicher Anzahl.

Bei dieser Fassung der drei Mendelschen Regeln ist nach Möglichkeit eine Verquickung von experimentellen und zytologischen Daten vermieden worden. Eine Trennung von beiden scheint erwünscht, solange sich eine Verknüpfung der immateriellen Anlagen mit einem bestimmten materiellen, im Chromosom gelegenen Substrate nicht einwandfrei dartun läßt. Im Anschlusse an den Charakter von Mendels Arbeiten wurde daher zunächst die Formulierung nach den experimentellen Resultaten gegeben.

Zurückkehrend zu der Frage nach der Definition der Mendelschen Vererbung, kann man jetzt sagen:

Mendeln heißt, der Spaltungsregel, der Unabhängigkeitsregel und der Äquiproportionalitätsregel folgen.

Kürzer und enger sich an das objektive Resultat anschließend ist die andere Fassung: Der Mendelschen Vererbung folgen heißt, vererben unter Wahrung äquiproportionaler Gametenbildung.

Bei der Anwendung dieser Definition für die Mendelsche Vererbung muß man sich dessen bewußt sein, daß sie für völlig ungestörte Vererbungsfälle gegeben ist. Hemmende Momente mancherlei Art können aber eingreifen und das Resultat sekundär verschieben. Hier wären die Vererbungsfälle zu nennen, bei welchen durch Prohibition etwa gewisse Gameten schwerer oder gar nicht zur Befruchtung gelangen (z. B. langsames Wachstum bestimmter Pollenschläuche bei *Oenothera*; temperaturbestimmte Begünstigung gewisser Richtungskörperbildung bei Schmetterlingen) und diejenigen, bei welchen Elimination stattfindet, also gewisse Sorten von Gonen bzw. Gameten nicht existenzfähig sind (z. B. *Oenothera biennis*) oder gewisse zygotische Kombinationen sich schwerer oder nicht voll entwickeln können (z. B. *auraea*-Form von *Antirrhinum* und *Mus*). Es bedarf keiner besonderen Betonung, daß auch solche nur scheinbar den Mendelschen Gesetzen nicht gehorchenden Fälle doch als zur Mendelschen Vererbung gehörig betrachtet werden müssen.

Liegt dagegen weder sichtbare, noch verkappte oder sekundär verhinderte Befolgung der Mendelschen Regeln vor, sondern eine mehr oder weniger deutliche Durchbrechung derselben, so empfiehlt es sich, den Ausdruck des Mendels zu vermeiden und von besonderen Vererbungstypen neben der Mendelschen Vererbung zu sprechen.

An dieser Stelle dürften vielleicht noch einige Worte über die mutmaßlichen zytologischen Grundlagen der Mendelschen Vererbung angeschlossen werden.

Seit Sutton (1902) hat es nicht an Versuchen gefehlt, die Erbfaktoren mit den Chromosomen in engste Beziehung zu bringen. Und man darf wohl

sagen, daß die Wahrscheinlichkeit der dabei leitenden Gedankengänge inzwischen so oft eine Bestätigung erfahren hat, daß sie praktisch zur Gewißheit über ihre Richtigkeit geworden ist. Insbesondere sind es die Übereinstimmung des Verhaltens der Heterochromosomen mit den Vorgängen bei geschlechtsgebundener Vererbung einerseits, und andererseits die Vererbungsverhältnisse von Tieren mit wenigen Chromosomen, wie sie die *Drosophila*-Studien der Morganschen Schule erkennen ließen, welche hier wohl definitive Klarheit geschaffen haben. Wenn man danach nun annehmen darf, daß die Anlagenpaarlinge zu gegensätzlichen Merkmalspaaren an entsprechenden Stellen homologer Chromosomenpaarlinge lokalisiert zu denken sind, so liegt es auf der Hand, daß die Art und Weise der Vererbung abhängig ist vom Verhalten der Chromosomen.

Es ist also wohl berechtigt, die Spaltung der allelomorphen Anlagenpaare, welche in den Gameten zutage tritt, in Beziehung zu bringen mit dem Auseinandergehen von Paaren homologer Chromosomen oder dem Einwandern von unpaaren Chromosomen bei der Reduktion.

Die Trennung verschiedener Anlagen findet dann ihre Erklärung in der freien Verteilung der Einzelchromosomen eines jeden Chromosomenpaares auf die reduzierten Tochterzellen.

Die äquiproportionale Bildung der verschiedenen Gametensorten schließlich ist jedenfalls eine Folge der allein durch den Zufall bestimmten Zusammenstellung ganzer Chromosomen aus den beiden parental Gametengarnituren zur Bildung der filialen Gametengarnituren.

Im Auftreten der äquiproportionalen Gametenbildung bei der Mendelschen Vererbung darf man vielleicht geradezu einen Hinweis darauf erblicken, daß es sich beim Mendeln nur um ein Zusammenwirken von Anlagenpaaren, die auf verschiedenen Chromosomenpaaren gelegen sind, handelt. Denn wenn das alleinige Wirken des Zufalls dieses Zahlenverhältnis bedingt, so wird dasselbe durch das Eingreifen weiterer, die Anlagenverteilung bestimmender Gesetzmäßigkeiten in der Regel nur gestört werden können. Daß in besonderen Fällen Ausnahmen hiervon vorkommen können, ist allerdings theoretisch nicht ausgeschlossen. Befaßt sich nun die Mendelsche

- Vererbung nach dieser Überlegung im wesentlichen mit der Vererbung von Anlagen, die auf verschiedenen Chromosomen gelegen sind, so muß die Gültigkeit der Mendelschen Regeln dann auch beschränkt sein auf das Zusammentreffen von höchstens sovielen Anlagenpaaren, als Chromosomen im Haplonten vorhanden sind. Ist in einem Vererbungsfall die Zahl der allelomorphen Anlagenpaare größer, oder liegen überhaupt mehrere Anlagenpaarlinge in einem Chromosom, so können sich die zusammenliegenden Anlagen verschieden verhalten. Entweder sie vererben sich gemeinsam (absolut gekoppelt) und verhalten sich also wie pleotrope Faktoren, oder es findet zwischen ihnen ebenfalls eine Umkombination der Anlagen statt,

welche aber auf anderen Vorgängen beruht und anderen Gesetzen folgt, und durch welche das äquipportionale Gametenverhältnis fast stets gestört zu werden pflegt. Der Gültigkeitsbereich der Mendelschen Vererbungsweise findet auf diesem Wege also praktisch eine morphologische Beschränkung, in der haploiden Chromosomenzahl der untersuchten Organismen. Dieser objektive Befund läßt sich dann auch als Unterlage zu einer Definition verwenden, wenn man sagt, daß Mendelsche Vererbung der Vererbungstypus ist, bei welchem der Umfang der Chromosomengarnituren voll gewahrt bleibt, und Störungen in der Einheitlichkeit und Unabhängigkeit der einzelnen Chromosomen nicht nachweisbar sind.

Literatur.

- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, III./IV. Aufl. Berlin 1919.
 Correns, C., Die neuen Vererbungsgesetze. Berlin 1912.
 Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugungen im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.
 Kölreuter, D. J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen nebst Fortsetzungen (1761—1766), Ostwalds Klassiker d. exakt. Wissensch., Bd. 41, 1893.
 Kronacher, C., Grundzüge der Züchtungsbiologie. Berlin 1912.
 Lehmann, E., Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. XXII, 1920, S. 236—260.
 Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden (1865). Ostwalds Klassiker der exakt. Wissensch., Bd. 121, 1901.
 Prell, H., Die Grundtypen der gesetzmäßigen Vererbung. Naturw. Wochenschr., N. F., Bd. XX, 1921, S. 289—297.
 Tschermak, E., Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XIX, 1901, S. 35—51.
 de Vries, H., Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. Deutsch. Botan. Ges. XVIII, 1901, S. 83—90.

Referate.

Goldschmidt, Rich. 1920. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. III. Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen. Arch. f. Zellf. Bd. XV. S. 291—300.

Die Entstehung von atypischen Spermatozoen ist eine im Tierreich weit verbreitete Erscheinung; deshalb ist verständlich, daß die Frage nach der Bedeutung der atypischen Spermatozoen sehr häufig diskutiert wurde, ohne daß es jedoch bis heute gelungen wäre, entscheidende Tatsachen zur Klärung des Phänomens zu erbringen. Die Mehrzahl der Forscher faßt die atypischen Spermatozoen als funktionslos auf, andere brachten sie mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang oder glaubten gar, daß sie das Nährmaterial für die normalen Spermatozoen abgeben könnten. G. gelang auf einfachste Weise im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über Intersexualität eine experimentelle Lösung.

Je stärker ein Männchen intersexuell wird, um so mehr bildet es atypische Spermatozoen. Bei stärkster Intersexualität enthält der Hoden neben Zerfallsprodukten nur noch atypische Spermatozoen. Benützen wir solche Männchen zur Fortpflanzung, so zeigt sich, daß die Copula soweit erfolgreich ist, daß sie den zur Entstehung eines Geleges notwendigen Lege-reflex liefert. Schwach intersexe Männchen ergeben nun den normalen Prozentsatz befruchteter Eier; dieser nimmt ab bei steigender Intersexualität und bei stark intersexen Männchen, deren Hoden also nur atypische Spermien haben, erweisen sich sämtliche Eier als unbefruchtet, eine Entwicklung findet nicht statt. „Dieses Resultat deutet in hohem Maße darauf hin, daß die atypischen Spermien weder befruchtend noch entwicklungserregend wirken können“.

Seiler.

Goldschmidt, Rich. 1920. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. II. Die Spermatogenese eines parthogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygote ist. Arch. f. Zellf. XV. S. 283—290.

Die diploide Chromosomenzahl in den Spermatogonien des untersuchten, parthogenetisch entstandenen Männchens beträgt 26. Ein unpaares X-Chromosom ist also nicht vorhanden. Auch läßt sich, entgegen den Angaben von Levy und Swingle, während der Reifeteilung nichts beobachten, was auf eine ungleiche Verteilung eines Chromosoms mit Sicherheit schließen ließe.

Es ist üblich geworden, ein nachhinkendes oder vorausseilendes Chromosom gleich als Geschlechtschromosom zu bewerten. G. betont mit Recht das Unbegründete solcher Annahmen.

Der Verfasser nimmt an, daß die Entwicklung dieses Frosches haploid begann und nachträglich eine Verdoppelung, eine sog. Chromosomenregulation stattgefunden habe. Wie und wann das geschah, bleibt eine offene Frage.

Ungelöst muß deshalb auch die Frage bleiben, welches Geschlecht das digametische ist. Wahrscheinlich ist es das weibliche. Die bekannten Überreifexperimente lassen sich so leicht erklären. Betont sei noch, daß Loeb, von dem dieses parthogenetische Froschmännchen stammt, auch parthogenetisch Weibchen erhielt.

Seiler.

Werber, E. J. Experimental studies on the origin of monsters. II. Regarding the morphogenesis of duplicities. Journ. exp. Zool. Vol. 24. 1917. S. 409—436.

Vorliegende Arbeit ist eine Fortsetzung früherer Untersuchungen, welche seinerzeit in dieser Zeitschrift ebenfalls referiert worden sind. In der neuen Veröffentlichung werden eine Anzahl Doppelbildungen beschrieben, welche sich nach Anwendung chemischer Mittel ergaben (duplicity Doppelbildung, double monster Doppelmißbildung). Man kann bei solchen Versuchen den Einwurf erheben, daß ihre Deutung eine recht unsichere ist, da sie sich lediglich auf das Endergebnis und nicht auf eine Beobachtung des Entwicklungsverlaufs am Lebenden stützen kann. Zu den Versuchen müssen stets zahlreiche Eier herangezogen werden, da nur wenige die Milieuänderung überdauern; von diesen entwickeln sich übrigens kaum je zwei in genau der gleichen Weise.

Als Material dienten die Eier von *Fundulus heteroclitus*. Doppelbildungen ließen sich erzielen, wenn das Meerwasser mit einer Lösung von Aceton oder Buttersäure versetzt wurde. Hierdurch wurde der osmotische Druck des Mediums herabgesetzt. Verf. nimmt an, daß sowohl der letztere als auch eine chemische Wirkung bei seinen Versuchen von Einfluß gewesen sei, ohne jedoch einen direkten Beweis für diese Anschauung anführen zu können. Aus der Behandlung gingen verhältnismäßig wenig Doppelembryonen hervor: dies liegt nach Verf. daran, daß die Eier der genannten Art physikalischen Einflüssen gegenüber sehr widerstandsfähig sind; hätte Verf. stärkere Lösungen verwendet, so wäre die chemische Wirkung übermäßig groß geworden.

Die beiden genannten Faktoren führen zur Blastolysis. Von Bedeutung ist das Alter der Eier, von der Reifung an gerechnet; je älter das Ei, desto leichter ist es dazu zu bringen, eine abnorme Entwicklung einzuschlagen. Auch die Eier ein und desselben Satzes sind in diesem Sinne von verschiedenem Alter, daher die außerordentliche Verschiedenheit der sich entwickelnden Embryonen. Die Doppelbildungen stellen nur einen geringen Teil der vorhandenen Mißbildungen dar. Sie entstehen durch eine Verdoppelung der Embryonalanlagen infolge Blastolysis; sie variieren von wohlproportionierten Doppelembryonen bis zu grotesk wirkenden Doppelmißbildungen. Die ungleiche Größe der beiden Komponenten einer Doppelbildung will Verf. durch die Annahme erklären, daß bei Fischen auch schon weniger als die Hälfte der Embryonalmasse ein vollständiges Individuum hervorzubringen vermag. Die unter Umständen verschieden weit getriebene Verbildung der beiden Teile soll dadurch entstehen, daß der eine Teil eine stärkere blastolytische Schädigung durchmachen kann als der andere. Verf. ist der Ansicht, daß man von den Versuchsergebnissen an *Fundulus* auf die Entstehung der hin und wieder zur Beobachtung gelangenden Doppel-

bildungen bei anderen Vertebraten schließen darf: hier sollen Anomalien des Stoffwechsels den Anstoß zur Mißbildung gegeben haben und nicht irgendwelche Genovariationen.

F. Alverdes, Halle.

Roberts, E., Fluctuations in a recessive Mendelian character and selection.

Journ. exp. Zool. Vol. 27. 1918. S. 157—192. 2 Taf. 3 Textfig.

Die Fragestellung lautet: 1. hat lange fortgesetzte Selektion einen Einfluß auf Mendelcharaktere? 2. kommt Unreinheit der Gameten vor, und, wenn ja, hat dann Selektion Erfolg? Als Untersuchungsmaterial diente eine Varietät von *Drosophila ampelophila*, welche sich der Stammart gegenüber rezessiv verhält und welche mehr oder wenig weitgehend reduzierte Flügel besitzt. Sie wird daher als „wingless or vestigial winged“ bezeichnet. Diese Variabilität bestimmte den Verf. zur Wahl des Objektes.

Die Selektionsserie A, welche von je einem schwach geflügelten ♂ und ♀ ausging, ergab auch bei Fortführung durch 34 Generationen keine Vergrößerung der Flügel. Eine als Kontrollserie B bezeichnete Zucht wurde aus äußeren Gründen unter etwas ungünstigeren Bedingungen gehalten als Serie A; die Ernährungsverhältnisse waren hier nicht so gute, ebenso war der dargebotene Lebensraum beschränkter. Diese Differenz in der Lebenslage bewirkte, daß die Gesamtlänge des Körpers und die Flügellänge bei den Tieren der Serie A zumeist eine größere war als bei denen der Serie B. Erhöhte Temperatur ließ in beiden Serien die Länge der Flügel anwachsen; die ♂♂ zeigten dabei eine stärkere Beeinflussung als die ♀♀.

Die Serie C wurde gewonnen, indem 10 aus der Serie A stammende ♂♂ mit normalen ♀♀ gepaart wurden. Selektion, welche in Richtung einer Erhöhung der Flügellänge auf die in F₂ wiedererscheinenden schwach geflügelten Individuen und deren Nachkommen bis in F₃₄ ausgeübt wurde, war erfolglos. Verf. weist jedoch darauf hin, daß der Phänotypus nicht immer ohne weiteres einen Rückschluß auf die genotypische Beschaffenheit erlaubt; er läßt es deshalb unentschieden, ob die Selektion nicht vielleicht doch nicht ganz erfolglos gewesen sei: vielleicht habe nur das Milieu eine Manifestation der Verschiebung des Genotypus hintangehalten, eine Annahme, welche dem Ref. unbegründet erscheint.

Vergleicht man die Variationskurven der Serien A und C, so zeigt sich das bemerkenswerte Ergebnis, daß die Variationen bei beiden im großen und ganzen zwar stets im gleichen Sinne nach der Plus- und Minusseite erfolgen, daß aber bei der Serie C (also bei derjenigen, welche den nach Kreuzung mit der Normalform extrahierten schwach geflügelten Typ darstellt) die Flügellänge in allen Generationen eine größere ist als bei der ungekreuzt gebliebenen Zucht der Serie A. Bei der Serie C ist also durch Kreuzung ein äußeres Merkmal abgeändert worden (wofür nicht — was dem Ref. immer noch möglich erscheint — äußere Faktoren sich als verantwortlich für die Differenz zwischen Serie A und C ermitteln lassen). Nach Verf. leitet sich das Ergebnis entweder aus der Einführung besonderer Erbfaktoren oder aus einer durch die Kreuzung hervorgerufenen Unreinheit der Gameten her. Verf. entscheidet sich nicht endgültig, welche Erklärung er für die wahrscheinlichere hält. Nach den Versuchen anderer Autoren können sich durch Kreuzung eingeführte Erbfaktoren eventuell nur bei einer ganz bestimmten Lebenslage manifestieren: so gelangte Verf. zu der oben wiedergegebenen Meinung, es könne durch die Selektion wohl die gametische Beschaffenheit verändert worden sein, ohne daß sich dies im Phänotypus ausdrücke. Die ♂♂ wurden durch die Kreuzung stärker beeinflusst als die ♀♀.

Auch bei der Serie C vergrößerte eine erhöhte Temperatur die Flügelänge. Es ließen sich dann unter Umständen Flügel erzielen, welche von normalen kaum abweichen. Im übrigen zeigten die Flügel der abnormen Rasse bezüglich Gestalt, Aderung und Zeichnung eine weitgehende Variabilität. Von den Eltern auf die Nachkommen vererbt sich nicht eine bestimmte Variante der Abnormalität, sondern nur die Anlage zur Monstruität im allgemeinen.

F. Alverdes, Halle.

Sumner, F. Geographic variation and Mendelian inheritance. Journ. exp. Zool. Vol. 30. 1920. S. 369—402. 7 Fig.

Verf. berichtet über biometrische und vererbungs-geschichtliche Studien an den in Kalifornien heimischen geographischen Rassen von *Peromyscus maniculatus*, einer Maus. Diese verschiedenen Subspezies differieren untereinander in der Durchschnittslänge verschiedener Körperteile, in Einzelheiten der Färbung und in der Zahl der Schwanzwirbel. Angehörige der gleichen Unterart können an verschiedenen Fundorten ganz beträchtlich voneinander abweichen. Die Variation mancher Charaktere weist offenkundig eine geographische und mithin eine klimatische Beeinflussung auf. Es wird untersucht, inwieweit innerhalb ein und derselben Rasse die Variation verschiedener Charaktere miteinander korreliert ist. Hierzu wurden nur Tiere von der gleichen Gesamtgröße verwendet. Es besteht z. B. eine Korrelation zwischen der Länge des Schwanzes, des Fußes und des Schädels und eine weniger sichere zwischen Schwanz und Ohr. Länge des Körpers und des Schwanzes sind negativ korreliert, d. h. längere Mäuse haben relativ kürzere Schwänze. Während die einen Charaktere sowohl am gleichen Standort wie an verschiedenen Fundplätzen gemeinsam variieren, läßt sich für andere Merkmale keine derartige Beziehung nachweisen, ebenso sind nicht alle Merkmale, welche an dem einen Ort gemeinsam variieren, auch einer gleichzeitigen geographischen Variation unterworfen.

Die verschiedenen Lokalrassen, so willkürlich sie auch gegeneinander abgegrenzt sein mögen, züchten in der Gefangenschaft rein; die Abweichungen der einen Rasse von der anderen sind also genotypisch bedingt. Die Variabilität innerhalb der Rassen selbst ist zum einen Teil ebenfalls genotypisch, zum anderen Teil jedoch milieubedingt. Verf. nimmt an, daß manche Rassenunterschiede durch Milieueinfluß entstanden sind; z. B. variieren Körperstreuung und Länge von Schwanz, Fuß und Ohr schrittweise längs der kalifornischen Küste entsprechend Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Derartige Zusammenhänge sind aber, wie Verf. ausdrücklich betont, nicht in allen untersuchten Gebietsteilen aufzuzeigen.

Durch Kreuzung werden die bei den Elternrassen vorhandenen Variations-Korrelationen gebrochen; letztere sind also nur so lange vorhanden, als Angehörige der gleichen Rasse miteinander gepaart werden. Zur Erklärung der Korrelationen genügt die Annahme, daß das Milieu zwei voneinander unabhängige Merkmale im gleichen Sinne zu beeinflussen vermag. Durch Kreuzung verschiedener Rassen glaube Verf. gezeigt zu haben, daß eine innerliche Vermischung von Rassecharakteren erfolgen kann; da es sich hier aber um Merkmale wie z. B. die relative Schwanzlänge handelt und nicht über F_2 hinaus gezüchtet wurde, scheint dem Ref. diese Beweisführung nicht sehr überzeugend.

F. Alverdes, Halle.

Fritsch, G., Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. Zeitschr. f. Ethnol., Bd. 50, 1918, S. 1—11, Taf. 1—3.

Klaatsch und andere haben sich bemüht, nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den verschiedenen Menschenaffen und den menschlichen Rassen aufzudecken. Das Haupthaar und seine Bildungsstätte bietet für solche Bestrebungen so gut wie gar keine Stützpunkte dar. Bei Vergleichung der Haareinpflanzung beim Schimpansen, Gorilla und Orang befremdet zunächst die auffallende Ungleichheit zwischen diesen drei Formen, welche nur in einzelnen Merkmalen, wie z. B. der Neigung der Haareinpflanzung, eine gewisse Übereinstimmung zeigen. Bei allen Dreien ist die Ausbildung der ganzen Anlage derartig, daß dem Haupthaar kein von dem Körperhaar gesonderter Typus zugesprochen werden kann, wie er dem Menschen eigen ist. Es ist die Anlage der behaarten Körperhaut eines Tieres. Diese mangelnde Unterscheidung der Haaranlage charakterisiert am besten den Abstand (Verf. nennt den letzteren einen „ungeheuren“), den die Anthropoiden trotz mannigfacher Übereinstimmung mit der Organisation der menschlichen Haut doch immer noch zeigen. Von allen Dreien sind die Bilder der behaarten Kopfhaut so wenig menschenähnlich, daß man ebenso wohl diejenigen irgend eines straffhaarigen Säugetieres zur Vergleichung heranziehen könnte. Die wichtigste, unerwartet große Abweichung in der Ausbildung der Kopfhaut beruht jedenfalls in der mangelhaften, z. T. bis zum wirklichen Fehlen gehenden Entwicklung der Drüsen in diesem Gebiet. Man kann daraus umgekehrt schließen, daß der zum Teil außerordentliche Reichtum an Hautdrüsen der Kopfhaut beim Menschen eine besondere Bedeutung für die abweichende Ausbildung des menschlichen Haupthaars hat. Im Hinblick auf diesen klaffenden Spalt in der Reihe, welche von den Anthropoiden zum Menschen hinüberführen soll, erscheinen nach Verf. all die modernen Versuche, die verschiedenen Repräsentanten der jetzt lebenden Anthropoiden mit bestimmten menschlichen Rassen in Beziehung zu setzen, als recht gewagt.

F. Alverdes, Halle.

Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L.

Ein zytologischer Beitrag zur Austausch- (Crossing over-) Hypothese.

Von **J. Seiler** und **C. B. Haniel**.

(Biol. Institut von Dr. C. B. Haniel, Schlederlohe, Isartal.)

(Mit 6 Textfiguren, 1 Tabelle und Tafel 2.)

(Eingegangen am 24. April 1921.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	81
II. Die zytologischen Beobachtungstatsachen	83
1. Die haploide Chromosomenzahl	83
a) Samenreifung	83
b) Eireifung	85
2. Die diploide Chromosomenzahl	91
a) Blastodermmitosen	91
b) Spermatogonien- und Ovogonienmitosen	93
c) Follikelmitosen	93
3. Der ganze Chromosomenzyklus	93
III. Die vererbungstheoretische Bedeutung der Befunde	95

I. Einleitung.

Die folgenden Beobachtungen über das Verhalten der Chromosomen von *L. monacha* L. hätten wir gerne zurückbehalten, bis wir sie hätten bringen und bewerten können im Zusammenhang mit geplanten Experimenten. Da diese aber aus äußeren Gründen bis heute nicht ausgeführt werden konnten, sie ferner im besten Falle Jahre beanspruchen

würden und die zytologischen Ergebnisse aktuell und von großem theoretischen Interesse sind, dürfen wir die Befunde nicht länger zurückhalten. Sie stehen in so auffälliger Parallele zu den experimentellen Ergebnissen der Morganschule über Crossing over (Faktorenaustausch) bei *Drosophila*, daß wir allen Grund haben zu glauben, daß sie ein zytologisches Analogon darstellen. Zudem ergänzen die Monachabefunde die Arbeit über Chromosomenkoppelung bei *S. pineti* (Seiler 1921) in willkommener Weise.

Wir beschränken uns im folgenden fast ganz auf die Daten, die mit unserem Thema in direktem Zusammenhang stehen, interessieren uns in der Hauptsache nur für das Verhalten der Chromosomen während Samen- und Eireifung und ziehen andere Stadien nur der Feststellung der diploiden Chromosomenzahl wegen heran. Es wird sich dabei zeigen, daß ein auffälliger Unterschied besteht im Chromosomenzyklus der beiden Geschlechter, ein Unterschied, der mit der Anwesenheit von Geschlechtschromosomen, also mit einer Digametrie anscheinend nichts zu tun hat und der unser ganzes Interesse beansprucht.

Um dem kritischen Leser ein Mittel an die Hand zu geben, sich ein eigenes Urteil zu bilden über den Grad der Sicherheit unserer Angaben, photographierten wir sämtliche entscheidenden Stadien. Da wir hoffen und wünschen möchten, daß in der Chromosomenforschung die Photographie in Zukunft mehr herangezogen wird, als es bis jetzt geschehen ist, dürfte es zweckmäßig sein, einige unserer technischen Erfahrungen mitzuteilen.

Bemerkungen über Mikrophotographie. Eine selbstverständliche Voraussetzung sind natürlich gute Präparate. Rein photographisch sind folgende Momente wichtig. Die Aufnahme soll, auch wenn man mit Apochromaten arbeitet, in monochromatischem Licht erfolgen. Über Anwendung der Lichtfilter gibt z. B. die Anleitung der Zeiss-Druckschrift: Mikro 320, 1914, S. 4 gute Ratschläge. Wir benutzten mit gutem Erfolg verschiedene Filter, hauptsächlich das Zettnowsche Grünfilter. Die Platten müssen orthochromatisch und lichthoffrei sein. In erster Linie sind zu empfehlen Perutz- und Hauff-Platten. Als Entwickler kommen — wenigstens für unsere Zwecke — nur hart arbeitende in Betracht. Der Pyrogallolentwickler dürfte der beste sein.

Für die photographische Aufnahme von Chromosomenplatten ist aber vor allen Dingen die richtige Ausnutzung der Optik des Mikroskopes ausschlaggebend. Liegen die Chromosomen alle in der optischen Ebene, so bereitet die Aufnahme gar keine Schwierigkeiten und man wählt für

diesen Fall selbstverständlich das Objektiv mit der stärksten Auflösung (z. B. Zeiss Apochromat 2 mm, n. A. 1,4). Unter hunderten von Chromosomenplatten wird dieser Fall aber kaum einige Mal verwirklicht sein (z. B. in Phot. 1 und 2 unserer Tafel). Liegen nicht alle Chromosomen genau in der optischen Ebene, so benutzt man Objektive mit größerer Tiefenschärfe. Zunehmende Tiefenschärfe haben die Objektive Zeiss Apochr. 2 mm, n. A. 1,3 — Apochr. 3 mm, n. A. 1,4 — Apochr. 3 mm, n. A. 1,3. — Reicht auch die Tiefenschärfe der letzteren Immersion nicht aus, so benutzt man Trockensysteme. Die Photographien 3, 4, 8, 9 sind mit dem Zeiss-Objektiv DD und dem Okular 18 aufgenommen. Wie groß der Unterschied in der Tiefenwirkung ist, erhellt am besten aus einem Vergleich der Phot. 3, 5 und 6. Alle drei Aufnahmen stellen dieselbe Chromosomenplatte dar, das erste Bild ist mit Trockensystem aufgenommen, 5 und 6 mit Apochr. 2 mm, n. A. 1,4; bei 5 ist eingestellt auf die tiefliegenden Chromosomen, bei 6 auf die hochliegenden.

Reichen selbst die Trockensysteme nicht mehr aus, so erhält man, falls die Chromosomen nicht zu eng liegen, sehr brauchbare Aufnahmen, wenn während der Expositionszeit die Mikrometerschraube um so viel gedreht wird, als die Chromosomen in der Tiefe auseinander liegen, was vorher an der Gradeinteilung der Mikrometerschraube genau festgestellt wird (vergl. auch Seiler 1917, S. 84). Um die notwendige Drehung genauer ablesen und leichter ausführen zu können, befestigt man an der Mikrometerschraube einen langen Zeiger, der vor einem Zifferblatt das Maß der Drehung anzeigt. Durch einmaliges Drehen während der Aufnahme sind z. B. Phot. 7 und 9 entstanden. Man bringt aber selbst Chromosomenplatten auf das Bild, bei denen man mehrmals drehen muß.

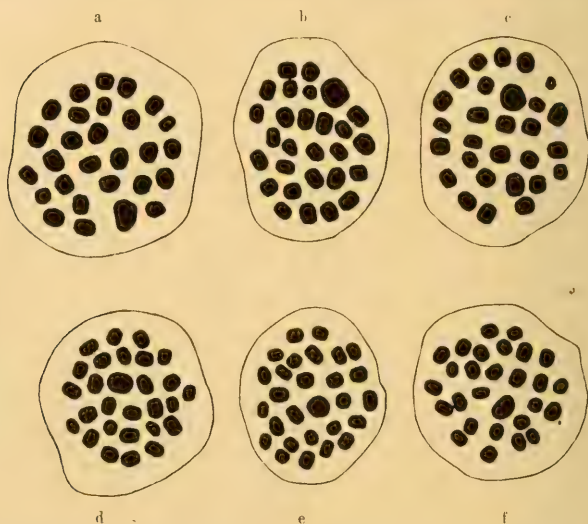
II. Die zytologischen Beobachtungstatsachen.

1. Die haploide Chromosomenzahl.

a) Samenreifung.

Die Chromosomenbilder in den Äquatorialplatten der ersten und zweiten Reifeteilung im Hoden von *L. monacha* sind von wunderbarer Schönheit und Klarheit. Die Textfigur 1 gibt in a—c drei Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung wieder, in welchen besondere Sorgfalt darauf verwendet wurde, die Chromosomengrößen bei der Wiedergabe richtig zu treffen. Die Chromosomenzahl beträgt 28. Die Größen-

differenzen zwischen den Chromosomen sind recht erheblich; wir haben eine ganze Skala von Größenordnungen. Deutlich aber erkennen wir in jeder Platte ein besonders großes Chromosom, das mindestens doppelt so groß ist wie das größte der übrigen Chromosomen, und dieses Chromosom, wir nennen es gelegentlich Chromosom 28, wird uns in Zukunft besonders interessieren. Die Platte in Textfigur c gibt die Phot. 1



Textfig. 1. Spermatozytenteilungen, a—c Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung. d—f Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung. Vergrößerung hier wie in allen Textfiguren etwas mehr als 4000 mal, und gezeichnet mit Zeiss Apochr. 2 mm, n. A. 1,4, Okular 18 und dem Zeichenapparat nach Abbe.

(Taf. 2) nochmals wieder: die Chromosomen liegen hier alle so ideal in der optischen Ebene, daß das photographische Bild die Größenverhältnisse vollständig richtig zeigt; höchstens das Chromosom 28 liegt etwas außerhalb der Ebene und ist infolgedessen ein wenig zu mager.

Die Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung zeigen ebenfalls 28 Chromosomen (vergl. Textfigur 1, d—f und Phot. 2, Taf. 2). Wieder finden wir dieselben Größenordnungen unter den Chromosomen und

können feststellen, daß das Chromosom 28 ungefähr doppelt so groß ist, als das größte der übrigen Chromosomen (vergl. namentlich Phot. 2).

Die Bilder von *L. monacha* erinnern uns sehr an die entsprechenden von *Ph. fuliginosa*. Auch hier haben wir 28 Chromosomen, darunter ein sehr großes, nur ist der Größenunterschied hier noch auffälliger. Gleich auch wie bei *fuliginosa* sehen wir bei *monacha* in der Anaphase der ersten Spermatocyten-Teilung das große Chromosom den übrigen Chromosomen oft nachhinken. Bei *fuliginosa* ist das große Chromosom das Geschlechtschromosom und man möchte glauben, daß das auch bei *monacha* der Fall ist. Wir werden die Vermutung weiter verfolgen.

Der Verlauf der Anaphase der zweiten Reifeteilung bietet nichts Auffälliges und wir können sicher sein, daß alle Spermatozoen 28 Chromosomen als Mitgift erhalten. Die Zahl der Beobachtungen stellt die folgende Tabelle I zusammen. Zweifellose Abweichungen von der Chromosomenzahl 28 fanden wir in keinem einzigen Fall.

Tabelle I.

Zahl der untersuchten ♂	Fundorte	Zahl der ausgezählten Äquatorialplatten der ersten und zweiten Reifeteilung	Zahl der Chromosomen
31	München, Berlin, Raguhn usw.	175	28

b) Eireifung.

In technischer Hinsicht stellt die Untersuchung der Eireifung von *monacha*, namentlich der überaus harten Eischalen wegen, die allergrößten Schwierigkeiten. Ein Umstand dagegen bringt eine Erleichterung: die Eier sind an zwei gegenüberliegenden Polen abgeflacht, so daß ein sicheres Orientieren derselben möglich ist, deshalb relativ leicht unzerschnittene Chromosomenplatten zu erhalten sind, und wir die folgenden Feststellungen mit absoluter Sicherheit abgeben können.

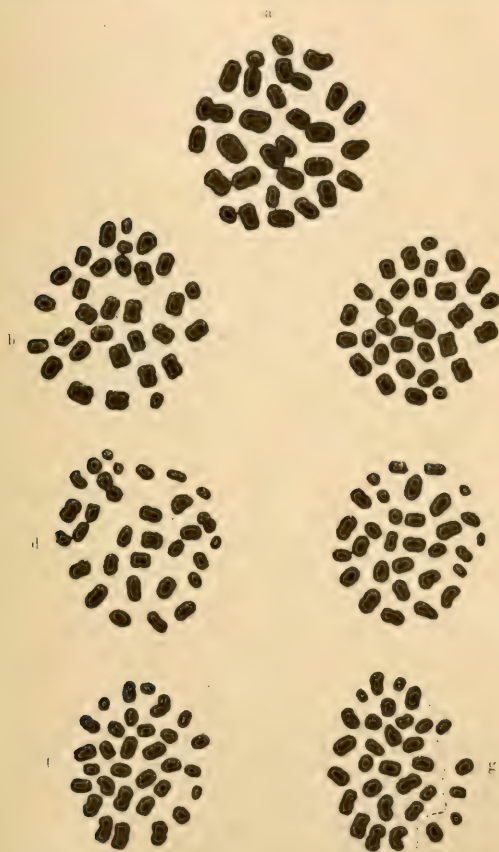
Gleich wie bei allen anderen daraufhin untersuchten Schmetterlingen, ist auch bei *L. monacha* der Eikern im eben abgelegten Ei auf dem Stadium der Metaphase und gleich wie wir es von früher her kennen, sind auch hier die Chromosomen auf diesem Stadium nicht zu zählen, oder doch nur schätzungsweise, da sie in zufälligen Verbänden

vorliegen. In den günstigsten Platten (vergl. Textfigur 2a) finden wir ca. 31 Chromosomen. Volle Klarheit über die Chromosomenzahl erhalten wir erst in den Tochterplatten der ersten Reifeteilung. Diese weisen tatsächlich 31 Chromosomen auf und zwar in jeder Tochterplatte. Die Textfigur 2 gibt in b und c zwei zusammengehörige Tochterplatten aus einem Ei wieder. Die Verhältnisse sind so klar, daß wir keinen Moment im Zweifel sein können, daß die Chromosomenzahl in beiden Platten 31 beträgt. Jede liegt auf einem besonderen Schnitt und zwar einigermaßen in der optischen Ebene, so daß wir sie, ohne Drehen der Mikrometerschraube während der Aufnahme, photographieren konnten (vergl. Phot. 3 und 4, aufgenommen mit Zeiss Objektiv DD und Okular 18): die Phot. 3 entspricht der Textfigur 2 b, Phot. 4 der Abbildung c. Da die Chromosomen nicht genau in der optischen Ebene liegen, geben die Photographien die Größenverhältnisse nicht richtig wieder: die zu tief oder zu hoch liegenden sind zu klein. Auch liegen die Chromosomen für eine Aufnahme etwas zu gedrängt, so daß im Bild Verschmelzungen entstehen, die in Wirklichkeit nicht vorhanden sind, die aber ohne das Spiel der Mikrometerschraube nicht zu vermeiden waren. Daß die Verhältnisse aber eindeutig liegen, zeigen für die Platte der Phot. 3 die beiden Aufnahmen 5 und 6, und zwar ist in Phot. 5 auf die Chromosomen scharf eingestellt, die am tiefsten liegen, in Phot. 6 auf die, die am höchsten liegen (aufgenommen mit Apochromat 2 mm, n. A. 1,4 u. Proj. Okular 4).

Genau so klar wie das besprochene Tochterplattenpaar ist das in Textfigur 2 d und e. Wieder finden wir das große Chromosom, das wir von der Samenreifung her kennen, nicht und statt der Zahl 28 finden wir in beiden Platten 31 Chromosomen. Dasselbe zeigt ein drittes Plattenpaar in Textfigur 2 f und g. Hier ist die zweite Platte zerschnitten und liegt auf zwei Schnitten, was die punktierte Linie andeutet.

Da wir es in all den drei Fällen mit Tochterplatten zu tun haben, die noch nicht sehr weit auseinander gerückt waren, so finden wir die Tochterchromosomen in zusammengehörigen Platten fast genau gleich gelagert und wir können homologe Chromosomen leicht erkennen, denn gleich wie in den Spermatozyten liegen beträchtliche Größendifferenzen unter den Chromosomen vor. Einzig im Plattenpaar d e haben wir einige Schwierigkeit, da hier, links oben in der Platte, eine geringe Verschiebung unter den Chromosomen stattgefunden haben muß. Vergleichen wir die Größenverhältnisse der Tochterchromosomen, so finden

wir, daß ein zweifelloses inaquales Paar nicht vorhanden ist, wir somit keine Anhaltspunkte für die Anwesenheit eines XY-Paares haben.



Textfig. 2. a Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung im Ei. b, c Tochterplatten der ersten Reifeteilung aus einem Ei. d, e und f, g dasselbe. Die letzte Platte liegt auf zwei Schnitten, was die punktierte Linie andeutet. Vergrößerung wie Fig. 1.

Diese Feststellungen sind uns wichtig; denn wir können so viel wie sicher sein, daß auch bei *L. monacha*, gleich wie bei anderen Schmetterlingen, z. B. *E. casta*, *T. tubulosa* (vergl. Seiler 1921) und *Ph. fuliginosa* (vergl. Seiler 1917 a), die erste Reifeteilung die Reduktionsteilung ist. Fassen wir die Befunde zusammen:

1. In der ersten Reifeteilung im Ei sind 31 Chromosomen vorhanden, nicht 28, wie in den Spermatozyten.
2. Das große Chromosom der Spermatozyten fehlt.
3. Ein unpaares X-Chromosom liegt nicht vor, denn beide Tochterplatten haben 31 Chromosomen.
4. Ein zweifellooses inäquales (XY) Paar ist nicht vorhanden.

Noch wollen wir einen Blick werfen auf die Chromosomenform der ersten Reifeteilung. Sie ist in den Tochterplatten kurz stäbchenförmig, wobei wir häufig eine Querkerbe und gelegentlich auch eine Kerbe an der Schmalkante erkennen können (vergl. Textfigur 2 c—g, auch Phot. 5 und 6). Früher wurde ausführlich gezeigt (Seiler 1914), daß bei *monacha* zu Beginn der Reifeteilung eine sogenannte Ditetrade vorliegt und die erste Reifeteilung eine Längsteilung ist, und ebenso die zweite. Keine der Teilungen folgt der Querkerbe; auf die Bedeutung derselben werden wir noch zu reden kommen.

In der vorgerückten Anaphase der ersten Reifeteilung gelingt es selten, Chromosomenplatten zu erhalten mit klaren Verhältnissen, da die Chromosomen jetzt sehr eng liegen und augenscheinlich zum Teil verkleben zu Chromosomenverbänden, die denjenigen in der Prophase der ersten Reifeteilung gleichen. War eine Zählung möglich, so fanden wir 30, 29 oder 28 Chromosomen. Die Textfigur 3 a ist eine solche Platte, die relativ klar ist und 28 Chromosomen aufweist, darunter ein sehr großes.

In der Interkinese und gegen die Metaphase der zweiten Reifeteilung zu rücken die Chromosomen wieder auseinander und bleiben da, wo sie verklebt waren, oft noch durch chromatische Brücken miteinander verbunden, wie Textfigur 3 b zeigt. Wie vorhin, können wir auch hier die Anwesenheit eines großen Chromosoms feststellen: die Chromosomenzahl beträgt 28.

In der Metaphase der zweiten Reifeteilung können die Chromosomen mit Leichtigkeit gezählt werden. Die Textfigur 4 zeigt sieben Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung aus sieben verschiedenen Eiern. Einzig zu a ist die zugehörige Tochterplatte abgebildet und

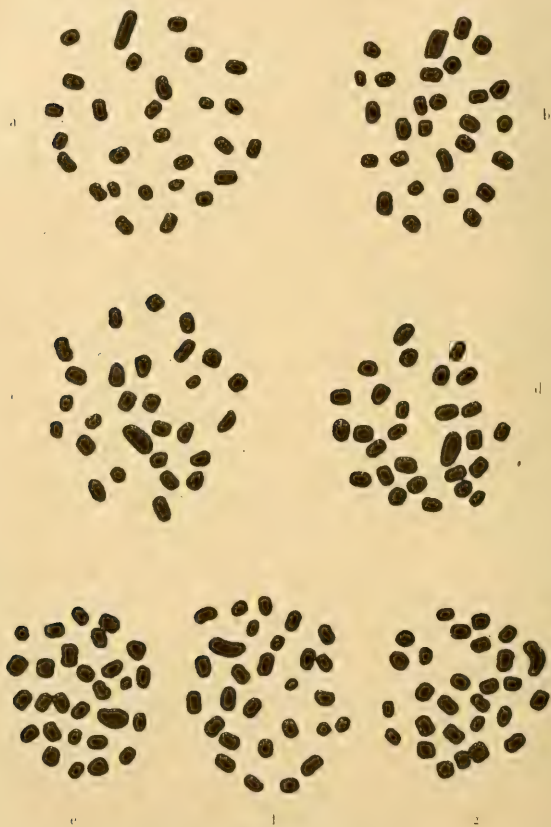
zwar in Textfigur 3 b. In den übrigen Fällen ist die zweite Platte nicht ganz einwandfrei oder sie liegt auf zwei Schnitten und wir haben deshalb auf ihre Abbildung verzichtet. Alle diese Chromosomenplatten haben übereinstimmend 28 Chromosomen. Im ganzen stellten wir in über 50 Platten die Zahl 28 fest. In jeder Platte fällt auf den ersten Blick ein großes Chromosom auf, das zwei- bis dreimal so groß ist wie das größte der übrigen Chromosomen, und etwa viermal so groß wie mittlere und kleine Chromosomen. Geben wir uns jetzt schon Rechenschaft, wie dieses große Chromosom, das zwischen der ersten und zweiten Reifeteilung auftritt, entsteht, so liegt die Lösung auf der Hand: es entsteht dadurch, daß vier von den 31 Chromosomen der ersten Reifeteilung während der Anaphase sich vereinigen zu einem großen Sammelchromosom. Aus der Länge dieses Chromosoms und aus den Querkernen, die ab und zu deutlich zu erkennen sind (vergl. z. B. 4 a



Textfig. 3. a Chromosomenplatte der Interkinese; b der Prophase der zweiten Reifeteilung. Vergrößerung wie Fig. 1.

und g), ist zu erschließen, daß eine Vereinigung durch ein Aneinanderreihen sich vollzieht; und zwar können sich daran vorwiegend nur kleine oder mittlere Chromosomen beteiligen, das geht aus der Gesamtlänge des großen Chromosoms hervor, dann aber auch aus einem Vergleich der Größenordnungen der Chromosomen in den Äquatorialplatten der ersten und zweiten Reifeteilung (vergl. Textfigur 2 und 4). Die kleinen Chromosomen der ersten Reifeteilung treffen wir in den Platten der zweiten Reifeteilung nicht mehr oder doch sicher nicht mehr alle. Wir können uns selbst begründete Vorstellungen machen über die Frage, auf welche Weise die Koppelung sich vollzieht. Der Zusammenschluß muß an den Schmalkanten erfolgen, wir haben sozusagen „end to end-Konjugation“, denn schon in der frühen Anaphase der ersten Reifeteilung ist in allen Chromosomen der Längsspalt, nach welchem die zweite Reifeteilung verläuft, bald mehr oder weniger deutlich erkennbar

und sofort nach der Koppelung sehen wir auch im großen Chromosom den Längsspalt der zweiten Reifeteilung (vergl. Textfigur 4b) angedeutet. Das ist nur verständlich, wenn der alte Längsspalt erhalten bleibt.



Textfig. 4. a—g Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung aus sieben verschiedenen Eiern. Vergrößerung wie Fig. 1.

Dieses große Chromosom in den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung im Ei entspricht selbstverständlich dem großen Chromosom der Spermatozyten. In der Form haben wir aber einen bemerkenswerten Unterschied: in den Spermatozyten ist sie sehr rundlich, in der Eireifung langgestreckt. Doch trifft dieser Unterschied mehr oder minder auch für die übrigen Chromosomen zu und genau dasselbe fanden wir früher bei *Ph. fuliginosa*.

Um zu zeigen, daß es sich bei unseren Angaben um absolut sichere Feststellungen handelt, haben wir einige Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung im Ei photographiert (vergl. Phot. 7, 8 und 9). Nur in Phot. 7 liegt das große Chromosom seiner ganzen Länge nach in der optischen Ebene; in Phot. 8 liegt es etwas schief, erscheint daher im Bild etwas kürzer als in Wirklichkeit. In Phot. 9 liegt es ebenfalls schief und zwar in der Platte links oben; rechts in der Platte sind zwei Chromosomen bei der Drehaufnahme verschmolzen; dieselbe Platte gibt die Textfigur 4 f.

Da bei *Ph. fuliginosa* das große Chromosom das Geschlechtschromosom ist, so bleibt der Verdacht, daß das auch für das entsprechende Chromosom bei *L. monacha* der Fall ist. Wir verglichen deshalb nochmals in den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung die Größenverhältnisse der Chromosomen Nr. 28, konnten aber keinen Unterschied entdecken. Ein inäquales Paar fanden wir übrigens ja auch in erster Reifeteilung nicht. Wir kommen deshalb zum Schluß, daß eine nachweisliche Digametrie bei *L. monacha* nicht vorhanden ist.

Die zweite Reifeteilung, die Äquationsteilung ist und die wir in dem Längsspalt der Chromosomen angedeutet sahen, interessiert uns nicht. Wir übergehen sie und dürfen mit Sicherheit annehmen, daß alle reifen Eier 28 Chromosomen erhalten.

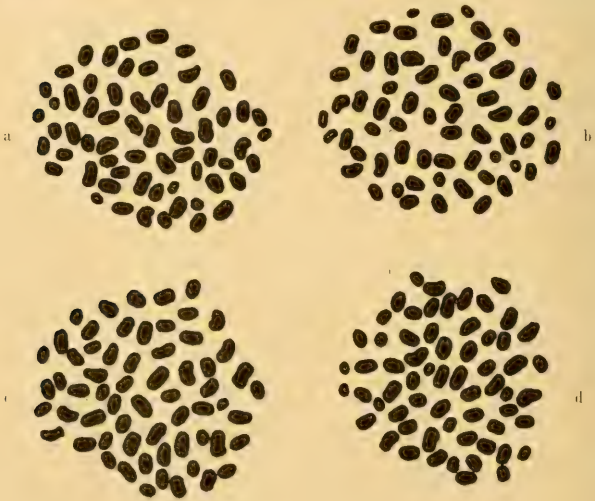
Über die Stadien, die vor der Reifeteilung liegen, genüge die Bemerkung, daß bald nach der Chromosomenkonjugation, nämlich dann, wenn die Nährzellen ihre Funktion begonnen haben, die Eizelle mächtig anwächst und auch der Eikern sich stark vergrößert, mit relativer Sicherheit 31 Chromatinelemente gezählt werden können.

2. Die diploide Chromosomenzahl.

a) Blastodermmitosen.

Es wurde wiederholt betont, daß für die Feststellung der diploiden Chromosomenzahl bei Schmetterlingen die Blastodermmitosen weitaus

am günstigsten sind, da die Kerne mächtig groß sind und die Chromosomen in schönen Platten sich nicht berühren und einwandfrei und leicht gezählt werden können. Wir haben den Weg deshalb auch bei *monacha* begangen und eine große Zahl von Gelegen fixiert in einem Moment, in welchem die Blastodermbildung im Gang ist, was am fixierten Embryo schon mit der Lupe festgestellt werden kann. Von allen Gelegen hatte jedoch nur eines Teilungen und dieses nur in einem Embryo restlos klare Äquatorialplatten, von denen die Textfigur 5 einige wiedergibt.



Textfig. 5. a—d Blastodermäquatorialplatten eines Embryos.
Vergrößerung wie zuvor.

Da alle reifen Spermatozoen 28 Chromosomen erhalten und ebenso alle reifen Eier, so hätten wir als diploide Chromosomenzahl die Zahl 56 zu erwarten, darunter zwei große Chromosomen. In Wirklichkeit aber finden wir 62 Chromosomen und die beiden erwarteten großen Chromosomen sind nicht vorhanden: sie sind in ihre Elemente aufgesplittert, wie wir sie in der ersten Reifeteilung im Ei vorfanden. Deshalb haben wir $2 \times 31 = 62$ Chromosomen. Daß die Zählung mit absoluter Sicherheit ausgeführt werden kann, mag die photographische Aufnahme einer Platte zeigen (vergl. Phot. 10 = Textfigur 5 b).

Was wir in unseren Embryonen sonst noch an Chromosomenplatten fanden, war nicht auszuzählen; da wir aber in keinem Fall die großen Chromosomen entdecken konnten, so schließen wir, daß nur eine Sorte von Embryonen vorhanden ist, die 62 Chromosomen hat.

b) Spermatogonien- und Ovogonienmitosen.

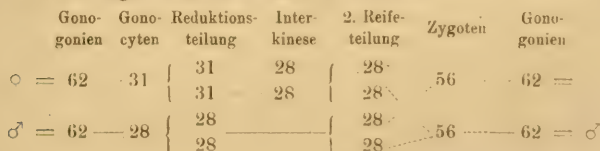
Da immerhin noch eine kleine Unsicherheit bleibt, haben wir nach Spermatogonien- und Ovogonienmitosen gesucht. Sie sind relativ häufig anzutreffen; bei gewöhnlicher Fixierung ist jedoch ein Auszählen der Chromosomen in ihnen nicht möglich, da dieselben nicht scharf genug abgegrenzt sind. Das Sublimat-Osmiumsäuregemisch von Apathy (Zusammensetzung und Anwendungsmethoden siehe in der schon im Technischen so bewunderungswürdigen Arbeit von Küpfer, S. 93—96) liefert wohl die besten Resultate. So behandeltes Material besitzen wir aber nur wenig, da wir unsere Hoffnung ganz auf die Blastodermmitosen setzten: immerhin fanden wir genügend Platten, um sagen zu können, daß sowohl in den Spermatogonien-, wie in den Ovogonienchromosomenplatten die beiden großen Chromosomen nicht zu sehen sind, also sicher 62 Chromosomen vorliegen.

c) Follikelmitosen.

Die Follikelmitosen, die wir ziemlich häufig antrafen, zeigten dasselbe. Häufig finden wir in ihnen übrigens nicht die gewöhnliche diploide Chromosomenzahl, sondern die verdoppelte, also $2 \cdot 62 = 124$. Dadurch wird uns die Querkerbe, die wir während der ganzen Eireifung vorfanden, verständlich. Sie deutet zweifellos eine Stelle an, an der die Chromosomen aufsplintern können. Ähnliche Beobachtungen sind bekanntlich an verschiedenen anderen Objekten gemacht worden (Hy-menopteren, Branchiopoden usw.).

3. Der ganze Chromosomenzyklus.

Wir kennen nun, abgesehen von wenigen unwesentlichen Lücken (im Schema punktiert), den ganzen Chromosomenzyklus von *L. monacha*, den wir wie folgt schematisch darstellen können:



Zwei Momente sind es in diesem Zyklus, die vom Üblichen abweichen und die uns besonders interessieren.

1. Zwischen je vier Chromosomen einer jeden Garnitur tritt eine Koppelung auf, es bildet sich ein Sammelchromosom, das später wieder aufsplittet in seine Elemente.
2. Der Zeitpunkt des Auftretens dieser Koppelung ist in beiden Geschlechtern verschieden. Beim Männchen bilden sich die beiden Sammelchromosomen vor der Reduktionsteilung und zwar wohl bei der Konjugation der Chromosomen. Beim Weibchen dagegen vollzieht sich die Koppelung erst nach der Reduktionsteilung, zwischen ihr und der zweiten Reifeteilung. Wann genau das Aufsplittern der Sammelchromosomen erfolgt, können wir nicht sagen. Vermutlich in beiden Geschlechtern bei der Befruchtung, denn in den Blastodermmitosen finden wir sie nicht mehr.

Über die vererbungstheoretische Bedeutung dieser Tatsachen werden wir gleich sprechen. Im übrigen werden wir die Befunde nicht anders deuten können, als daß wir *L. monacha* als Form auffassen, die im Übergang begriffen ist von einer Chromosomenzahl zur anderen. Schauen wir bei den nächsten Verwandten von *monacha* um, so finden wir bei *L. dispar* und bei *L. japonica* diploid 62 Chromosomen von genau derselben Form und wohl auch Größe, wie wir sie von *L. monacha* kennen. Haploid haben *dispar* und *japonica* in beiden Geschlechtern 31 Chromosomen, in Form und Größenverhältnissen ganz dem entsprechend, was wir bei *monacha* in der ersten Reifeteilung im Ei vorfinden.

Nach welcher Richtung geht die Entwicklung nun bei *L. monacha*? Sind die Chromosomenverhältnisse von *L. dispar* und *L. japonica* Ausgangspunkt oder Endziel? Wir können die Frage so ohne weiteres natürlich nicht beantworten. Nehmen wir an, daß *monacha* ursprünglich dieselben Chromosomenverhältnisse hatte wie *dispar*, so würde die neue Entwicklungsrichtung dadurch gekennzeichnet sein, daß zwischen vier Chromosomen jeder Garnitur eine Neigung auftritt, zu einem Sammelchromosom zu verschmelzen. Durch diese Koppelung wird die haploide Chromosomenzahl reduziert auf 28, die diploide auf 56; darunter befinden sich die beiden vierwertigen Sammelchromosomen. Diese Entwicklung hat *monacha* aber nur noch halbwegs zu Ende geführt. Betrachten wir den Chromosomenzyklus an Hand des früheren Schemas, so sehen wir, daß die Koppelung in den diploiden Zellen noch nicht erfolgt ist und selbst die Reduktion der haploiden Zahl auf 28 nur noch im

männlichen Geschlecht ganz erreicht ist. Das Weibchen ist in der Entwicklung anscheinend hinterdrein.

Das Interesse an diesen zytologischen Erwägungen und Tatsachen wird sehr erhöht, wenn wir ihnen folgende zwei bedeutungsvolle biologische Beobachtungsstatsachen gegenüberstellen:

1. „*Monacha* gestaltet sich gegenwärtig, und zwar von ihren nördlichen Verbreitungsgebieten her beginnend, in südlicher Richtung hin fortschreitend, aus der normalen, überwiegend weiblichen sehr allmählich zu einer mehr und mehr geschwärzten Form um“ (Standfuß S. 309). Diese Variation wird *cremita* genannt.
2. Das Männchen scheint in dieser Entwicklung voran zu sein. Standfuß schreibt darüber und hat außer *monacha* noch viele andere Formen im Auge: „Es geht aus all diesen Dingen hervor, daß die Initiative für gewisse Umgestaltungen der Art in weiten Schichten der Insektenwelt offenbar als vom männlichen Geschlechte ausgehend gedacht werden muß“ (S. 227). Wichtiger als das scheint uns die Bemerkung Goldschmidts in seiner *Monacha*-Arbeit, auf die wir noch zu sprechen kommen, daß die Zahl der homozygoten weißen Männchen (S. 159) oft hinter der Erwartung zurückbleibt: vergl. auch S. 153.

Mit dem Hinweis auf diese Parallele ist ein ganzes Arbeitsprogramm skizziert, das so weitschichtig und aussichtsreich erscheint, daß zu hoffen ist, daß es von vielen Seiten aufgegriffen wird.

III. Die vererbungstheoretische Bedeutung der Befunde.

Wir haben heute direkte Beweise dafür, daß die Chromosomen in engstem Zusammenhang stehen mit der Übertragung der Erbfaktoren: wir können kurzweg sagen, sie sind die Träger der Erbfaktoren. Sehen wir deshalb zu, was wir bei dem geschilderten Unterschied im Verhalten der Chromosomen in Ei- und Samenreifung von *L. monacha* für die Vererbung zu erwarten haben. Bezeichnen wir die vier Chromosomen, die zu dem großen Sammelchromosom sich vereinigen, mit Buchstaben, und zwar die vom einen Elter mit ABCD, die vom anderen mit abcd. Wir wählen verschiedene Buchstaben, da die vier Elemente so viel wie sicher physiologisch nicht gleichwertig sind; jedenfalls können wir mit Bestimmtheit sagen, daß sie morphologisch, zum Teil wenigstens, unterscheidbar sind. Es vereinigen sich die beiden kleinsten

Chromosomen mit einem Chromosom der nächsten Größenklasse und einem Chromosom von mittlerer Größe, was wir einem Vergleich der Chromosomengrößen in den Äquatorialplatten der ersten und zweiten Reifeteilung im Ei entnehmen können.

Wir konnten ferner zeigen, daß das Sammelchromosom durch „end to end Konjugation“ der vier Elemente entsteht. In welcher Reihenfolge sie sich aber aneinander schließen, vermögen wir zytologisch nicht zu ermitteln. Ebensowenig können wir die wichtige Frage beantworten, ob die vier Elemente, die sich in jeder Garnitur vereinigen zu je einem Sammelchromosom, vom selben Elter stammen, ob also immer ABCD und abcd zusammentreten oder ob dabei die Herkunft der Chromosomen keine Rolle spielt und beliebige Kombinationen entstehen. Wir sehen aber einen Weg, der letzten Frage näher zu rücken, können im Augenblick jedoch nicht mehr sagen, als daß wir es für sehr wahrscheinlich halten, und aus Analogie zu Befunden der experimentellen Vererbungsforschung schließen dürfen, daß die Chromosomen, die vom selben Elter stammen, immer oder doch meist beisammen bleiben und wir als Ausgangspunkt der Reduktionsteilung im männlichen Geschlecht folgende Tetrade haben



Die Reduktionsteilung trennt die beiden Paarlinge und die eine Spermatozyte zweiter Ordnung erhält das ABCD-Chromosom, die andere das abcd-Chromosom. Bedeuten uns die Buchstaben zugleich Symbole für die Faktorengruppen, die in den entsprechenden Chromosomen enthalten sind, so kämen wir zu der Feststellung, daß im männlichen Geschlecht die Faktorengruppen ABCD und abcd gekoppelt übertragen werden.

Anders im weiblichen Geschlecht. Hier treten die vier Elemente des Sammelchromosoms in der ersten Reifeteilung als selbständige Chromosomen auf, und wir werden geneigt sein anzunehmen, daß sie sich nach den Gesetzen des Zufalls in die Reduktionsspindel einstellen. Ist das der Fall, so erhalten wir die für den Tetrahybridismus typischen 16 verschiedenen Gameten:

- | | | | |
|---|---|---|---|
| 1. $\underline{A \cdot B \cdot C \cdot D}$ | 3. $\underline{a \cdot B \cdot C \cdot D}$ | 5. $\underline{A \cdot b \cdot C \cdot D}$ | 7. $\underline{A \cdot B \cdot c \cdot D}$ |
| 2. $\underline{a \cdot b \cdot c \cdot d}$ | 4. $\underline{A \cdot b \cdot c \cdot d}$ | 6. $\underline{a \cdot B \cdot c \cdot d}$ | 8. $\underline{a \cdot b \cdot C \cdot d}$ |
| 9. $\underline{A \cdot B \cdot C \cdot d}$ | 11. $\underline{a \cdot b \cdot C \cdot D}$ | 13. $\underline{A \cdot b \cdot c \cdot D}$ | 15. $\underline{a \cdot B \cdot c \cdot D}$ |
| 10. $\underline{a \cdot b \cdot c \cdot D}$ | 12. $\underline{A \cdot B \cdot c \cdot d}$ | 14. $\underline{a \cdot B \cdot C \cdot d}$ | 16. $\underline{A \cdot b \cdot C \cdot d}$ |

Kurz nach der Reduktionsteilung entsteht, wie wir sahen, auch in der Eireifung das Sammelchromosom. Die Rekombination kann aber nun nur in zwei von 16 Fällen zu Sammelchromosomen führen, deren deren vier Elemente alle von einem Elter stammen (1. und 2. der obigen Aufzählung). In allen übrigen Fällen ist das eine oder andere oder zwei der homologen Teilstücke ausgetauscht, und wir erhalten Neukombinationen: in Gamete 15 z. B. das neue Sammelchromosom aBeD, in 16 das Chromosom AbCd.

Wir kommen somit zum Schlusse, daß dieselben vier Chromosomen und damit die gleichen vier Faktorengruppen, die im männlichen Geschlecht gekoppelt übertragen wurden, hier im weiblichen Geschlecht nach den Mendelschen Gesetzen aufspalten.

Nun dürfen wir aber nicht vergessen, daß wir von der unbewiesenen Annahme ausgingen, daß in der Eireifung die vier Elemente des Sammelchromosoms nach den Gesetzen des Zufalls in die Reduktionsspindel sich einstellen. Ob das tatsächlich der Fall ist, wissen wir nicht. Wir haben allen Grund anzunehmen, daß außer den Gesetzen des Zufalls noch andere Momente eine Rolle spielen. Betrachten wir die Tochterplatten der ersten Reifeteilung im Ei (Textfigur 2, b—g), so fällt auf, daß die beiden kleinsten Chromosomen, die bestimmt zwei Elemente des Sammelchromosoms sind, entweder nebeneinander liegen (im ersten und zweiten Plattenpaar je oben) oder doch in unmittelbarer Nachbarschaft sich befinden (drittes Plattenpaar oben). Ob das 3. und 4. Teilstück des Sammelchromosoms auch in ihrer Nähe liegt, können wir nicht sagen; es ist zu vermuten. Diese Tatsachen können wir nicht anders deuten, als daß wir annehmen, daß zwischen den einzelnen Elementen des großen Chromosoms schon beim Einstellen in die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung eine „Anziehungskraft“ besteht, die zwar noch nicht ausreicht, eine Koppelung herbeizuführen, die aber wohl die Teilstücke in Nachbarschaft hält. Zwischen den einzelnen Teilen besteht aber, wenn sie überhaupt in unmittelbarer Nachbarschaft sich befinden, keine achromatische Brücke, wie z. B. Swingle (1921) sie für einige zusammengehörige Chromosomen von *Rana catesbeiana* nachwies. Diese, wie analoge Beobachtungen sind übrigens zweifellos für unser Problem von der größten Bedeutung.

Da wir gleich wie für das Männchen auch für das Weibchen annehmen, daß die Anziehungskraft zwischen den vier Elementen, die vom selben Elter stammen, größer ist als zwischen Teilstücken ver-

schiedener Herkunft, so scheint es uns äußerst wahrscheinlich, daß das Einstellen der vier uns interessierenden Tetraden in die Reduktions-spindel im Ei nicht allein dem Zufall überlassen ist, vielmehr diese Anziehungskräfte mit eine Rolle spielen, derart, daß häufiger, als es die Zufallsgesetze zulassen, die Chromosomen gleicher Herkunft auf dieselbe Seite der Spindel zu liegen kommen. Sollte diese Anziehungskraft zwischen den einzelnen Teilstücken ABCD resp. abcd verschieden groß sein, so würden diejenigen am häufigsten gemeinsam auf dieselbe Seite der Spindel kommen, zwischen denen die größte Anziehungskraft besteht. Wir hätten demnach beim Weibchen zwar noch ein Aufspalten, aber nicht mehr nach den Mendelschen Gesetzen, sondern nach Zahlenverhältnissen, die abhängig wären von der Größe der Anziehungskräfte unter den Teilstücken der Sammelchromosomen.

Eine experimentelle Untersuchung der Erblichkeitsverhältnisse in den Faktorengruppen ABCD könnte also zum Resultat führen, daß zwischen diesen Faktorengruppen im weiblichen Geschlecht zwar scheinbar Koppelung besteht, aber keine absolute, sondern eine solche, die möglicherweise für jede Gruppe mit typischer Häufigkeit durchbrochen wird.

Nun betonten wir schon und wollen es nochmals klar aussprechen: was unseren Ausführungen an unumstößlichen zytologischen Tatsachen zugrunde liegt, ist die Beobachtung, daß im männlichen Geschlecht in der Reduktionsteilung ein großes Sammelchromosom vorhanden ist, bestehend aus vier gekoppelten Teilstücken, in der Reduktionsteilung im Ei dagegen das Sammelchromosom aufgesplittert ist in vier selbständige Elemente. Wenn der Augenschein also nicht trügt, so besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Samen- und Eireifung. Das Entscheidende in vererbungstheoretischer Hinsicht liegt aber nun in den beiden Fragen: 1. Wie entsteht das Sammelchromosom? 2. Wie verläuft die Reduktionsteilung in den vier selbständigen Elementen im Ei? Wir können beide Fragen nur vermutungsweise lösen. Die erste beantworten wir dahin, daß wir es für das Wahrscheinlichste halten, daß die vier Teilstücke, die in jeder Garnitur zusammentreten, je von einem Elter stammen. Wir hoffen dafür später auf rein zytologischem Wege einen Beweis erbringen zu können¹⁾.

¹⁾ Wichtig können uns dabei die Chromosomenverhältnisse von *Phrag. fuliginosa* werden. Wir haben inzwischen außer den beiden uns schon längst bekannten Rassen mit haploid 28 und 29 Chromosomen (vergl. Seiler 1917a) noch eine dritte gefunden mit haploid 30 Chromosomen; eine vierte mit 31 Chromosomen wird zweifellos noch zu

Was die zweite Frage anbelangt, so glauben wir nicht, daß die vier Teilstücke in der Reduktionsteilung im Ei nach den Mendelschen Gesetzen spalten, wir haben vielmehr allen Grund für die Annahme, daß sie nach anderen Zahlenverhältnissen aufspalten. Die restlose Lösung dieser Frage kann aber wohl nur durch Vererbungsexperimente erfolgen.

Nun hatte Goldschmidt Vererbungsexperimente an *L. monacha* angestellt und gerade die Vererbung des Flügelmusters untersucht, von dem wir vermuten, daß es durch die uns interessierenden Chromosomen A—D übertragen wird. Wie wir aber aus mündlichen Mitteilungen wissen, scheinen seine Befunde nicht in Zusammenhang zu stehen mit unseren chromosomalen Ergebnissen. Wir verweisen auf die im Druck liegende Arbeit, in der die Frage einer möglichen Beziehung diskutiert sein wird¹⁾.

Wir selbst suchten, schon seit wir die Chromosomenverhältnisse von *L. monacha* kennen, die Vererbungsexperimente auszuführen, die zur Lösung unserer Fragen notwendig sind. Es gelang uns aber bis heute nicht, diejenigen Vorbedingungen zu schaffen, die wir für unsere Zwecke als Ausgangspunkt für erfolgreiche Experimente als unumgänglich notwendig erachten. Somit bleibt für die Eireifung die Alternative: Mendelspaltung in den Faktoren ABCD oder Aufspalten nach anderen Zahlenverhältnissen.

Die zweite Möglichkeit, für die wir gewichtige Beobachtungstatsachen ins Feld führen können und die wir für verwirklicht halten, führt uns zu Vorstellungen über Vererbung in den Faktorengruppen ABCD, die in merkwürdigem Einklang stehen zu Ergebnissen experimenteller Vererbungsstudien der Morganschule an *Drosophila*. Eine kurze Zusammenfassung derselben findet sich in der *Pincti*-Arbeit, auf die wir verweisen. Hier genüge das Hervorheben der Hauptpunkte.

finden sein. Das große Sammelchromosom der ersten Rasse besteht wohl aus vier ursprünglich (wenn die Entwicklung in dieser Richtung geht!) selbständigen Chromosomen. Bei der Rasse mit 29 Chromosomen ist eines dieser Teilstücke noch selbständiges Chromosom, bei der Rasse mit 30 Chromosomen sind zwei Stücke noch frei und bei der hypothetischen Rasse mit 31 Chromosomen wären alle vier Stücke noch frei.

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen ist die Arbeit von G. erschienen. Er läßt die Frage offen (vergl. S. 153), ob ein Zusammenhang besteht. Trotzdem das sehr wahrscheinlich erscheint, dürfte es, namentlich im Hinblick auf die Chromosomenbefunde an *Ph. fuliginosa* klar sein, daß eine bestimmte Antwort und damit sicher auch die endgültige Lösung der Frage nach der Art der Vererbung des Flügelmusters nur von einer genetischen Untersuchung zu erhoffen ist, die mit einer zytologischen Hand in Hand geht.

Es zeigte sich, daß beim Männchen von *Drosophila* alle Erbfaktoren in vier Gruppen übertragen werden, entsprechend den vier Chromosomenpaaren, die *Drosophila* besitzt. Alle Faktoren innerhalb einer Gruppe, oder zytologisch gesprochen alle Faktoren, die im selben Chromosom liegen, werden gekoppelt übertragen. Beim Weibchen bestehen dieselben vier Gruppen, aber die Koppelung innerhalb einer Gruppe ist nicht absolut. Hat das Weibchen z. B. in derselben Gruppe die Faktoren ABCD und kreuzen wir mit einem Männchen, dessen entsprechende Faktorengruppe abcd heißt, so bildet der männliche Bastard nur die Gameten ABCD und abcd, der weibliche dagegen außerdem die Gameten aBCD, AbCD, abCD usw. Das sind sogenannte Austauschgameten (Goldschmidt, Vererbungslehre III, S. 294), nach der Bezeichnung von Morgan: Crossingover-Gameten.

Zytologisch stellt man sich diesen Faktorenaustausch so vor, daß man annimmt, daß zwischen zwei homologen Chromosomen entsprechende Teilstücke ausgetauscht werden, wobei die Vererbungsexperimente dartun, daß immer genau entsprechende Stücke ausgetauscht werden und es sich jeweils nicht um den Austausch eines einzelnen Faktors handelt, vielmehr immer eine ganze Gruppe von Faktoren gemeinsam ausgetauscht wird, oder zytologisch gesprochen, größere Teilstücke von Chromosomen ausgewechselt werden.

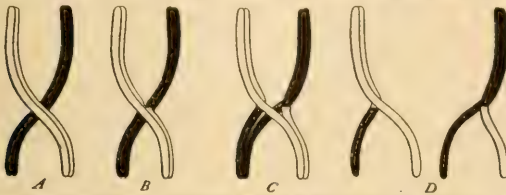
Die zytologischen Vorgänge, die diesem Austauschphänomen bei *Drosophila* zugrunde liegen, sind nun aber bis heute unaufgeklärt geblieben. Weder kann gezeigt werden, auf welchem Stadium und auf welche Weise dieser Austausch stattfindet, noch überhaupt ob ein solches Auswechseln tatsächlich der Erscheinung zugrunde liegt. Was darüber an Vorstellungen entwickelt wurde, ist rein spekulativ.

Morgan stellt sich vor, daß nach der Konjugation die homologen Chromosomen sich spiralig umwinden, sich dabei an einer oder mehreren Stellen überkreuzen und an diesen Überkreuzungsstellen verkleben können. Vor dem Auseinanderweichen der Paarlinge in der Reduktionsteilung kann dann eine Rekombination von Teilstücken erfolgen, die ursprünglich nicht zusammengehörten. Es entstehen somit neue Chromosomenindividuen. Der ganze Vorgang des Crossing over sei erläutert durch ein Morgansches Schema (vergl. Textfigur 6).

Aus den experimentellen Ergebnissen über Crossing over können wir nun erschließen, daß der Mechanismus des Auswechselns von genau entsprechenden Teilstücken zwischen homologen Chromosomen mit wundervoller Feinheit arbeitet. Demgegenüber erscheint uns die

Morgansche Vorstellung vom Ablauf des Austauschvorganges als eine grob mechanistische Annahme, die niemals diesen allerfeinsten Lebensvorgängen, die sich da zweifellos abspielen, gerecht werden kann: ganz abgesehen davon, daß wir auch keinen mechanischen Grund einsehen können, warum bei dieser spiraligen Umwindung ein Austausch stattfinden sollte.

Morgan hat auch andere zytologische Möglichkeiten des Austausches erwogen und er greift nahe an die heran, die wir für die richtige halten, wie aus dem folgenden Zitat hervorgehen mag: „There are several forms in which there are two or more chromosomes that come together in a group at the time of segregation and move collectively to one pole. Such groups should be expected to count as a single



Textfig. 6. Schema des Crossing over nach Morgan, Sturtevant, Muller und Bridges. A Spiralige Umwindung eines homologen Chromosomenpaares. B Verkleben zweier Fäden. C und D Beginn und Ende der Reduktionsteilung.

chromosome so far as segregation is concerned, although the crossing over relations may turn out to be something different from anything“ (The Physical Basis of Heredity, S. 137).

Blicken wir nun zurück auf die zytologischen Befunde an *L. monacha*, so können sie uns die Lösung des Rätsels vom Austauschphänomen geben; denn gleich oder ähnlich dem Verhalten der Chromosomen ABCD von *L. monacha* mögen sich die Chromosomen (wenigstens Chromosom I—III) von *Drosophila* verhalten. Im männlichen Geschlecht von *monacha* sind die Chromosomen ABCD während der Samenreifung gekoppelt zum Sammelchromosom \widehat{ABCD} . Eine Ausnahme von dieser Regel fanden wir nicht. Im weiblichen Geschlecht dagegen ist das Sammelchromosom \widehat{ABCD} aufgesplittert in seine Teilstücke, die aufspalten nach Zahlengesetzen, die denjenigen entsprechen mögen, die wir von *Drosophila* her kennen. Nach der Reduktionsteilung erfolgt dann in der Eireifung die Rekombination der vier Teilstücke zu Sammelchromosomen, die aus wechselnden Teilstücken bestehen müssen. Damit

haben wir genau dasselbe Resultat wie bei *Drosophila*, und wir zögern keinen Augenblick anzunehmen, daß der Austauschmechanismus in beiden Fällen derselbe ist.

Wir erwarten dabei selbstverständlich nur Übereinstimmung im prinzipiellen und glauben, daß der Austausch von homologen Chromosomensegmenten im Gefolge einer Chromosomenaufsplitterung sich vollzieht. Über alles weitere kann natürlich nur die zytologische Untersuchung an *Drosophila* selbst Aufschluß geben, und es wäre Zeitverlust, sich in Vermutungen zu ergehen, da es eine Sache der reinen Erfahrung sein wird, wie anderwärts die Chromosomen sich verhalten, auf welchem Stadium z. B. die Aufsplitterung sich vollzieht, wie lang sie erhalten bleibt, wie klein im äußersten Fall die Teilstücke sein können usw.

Wir nahmen früher an, daß *monacha* in Umwandlung begriffen ist von einer Form, die diploid 62, haploid 31 Chromosomen hat, zu einer Form mit diploid 56, haploid 28 Chromosomen. Das Männchen wäre, wie wir ausführten, in der Entwicklung voran, indem die Kräfte des Zusammenhaltes in den vier Segmenten ABCD während der ganzen Samenreifung ausreichen, um die Koppelung herbeizuführen und sie aufrecht zu erhalten. Da zwischen zwei Chromosomensegmenten, wie im einzelnen in der *Pineti*-Arbeit genauer ausgeführt ist, um so seltener Austausch stattfindet, je größer die Kräfte des Zusammenhaltes zwischen ihnen sind, so könnten wir im Verfolg dieses Gedankens durch die Befunde an *monacha* in Versuchung kommen, die Austauschwerte zu phylogenetischen Spekulationen zu benutzen. Damit dürften wir jedoch wohl auf Irrwege kommen, denn es ist sehr wohl möglich, daß bei *monacha* in der ersten Reifeteilung im Ei die Anziehungskräfte zwischen den Segmenten A—D genau gleich groß sind wie im männlichen Geschlecht, daß aber bei *monacha* sowohl vielleicht wie anderwärts während der Eireifung die Momente, die diesen Kräften des Zusammenhaltes entgegenwirken, größer sind als in der Samenreifung.

Die Wahl des Objektes *L. monacha* geht auf eine Anregung unseres früheren Lehrers Prof. Goldschmidt zurück, bei dieser Form die Geschlechtschromosomenfrage zu untersuchen. Da dieser und der *Pineti*-Arbeit außerdem manche sehr wertvolle kritische Bemerkungen zugute kamen, ist es uns eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Goldschmidt herzlichst zu danken.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- Goldschmidt, R., 1920, Einführung in die Vererbungswissenschaft III.
 — 1921, Der Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. Bd. XXV.
 Küpfer, Max, 1916. Die Sehorgane am Mantelrande der Peeten-Arten. Jena. Verlag von G. Fischer.
 Morgan, Th. H., 1918, The Physical Basis of heredity.
 Seiler, J., 1914, Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. f. Zellf. Bd. XIII.
 — 1917a, Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. Sitzungsher. d. Ges. nat. Fr. Berlin.
 — 1917b, Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. Bd. XVIII.
 — 1921a, Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. II. Die Chromosomenzyklen von *T. tubulosa* und *F. casta*. „Non-Disjunction“ der Geschlechtschromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. XVI.
 — 1921b, III. Chromosomenkoppelungen bei *S. pineti*. Eine zytologische Basis für die Faktorenaustausch- (Crossing over-) Hypothese. Arch. f. Zellf. Bd. XVI.
 Standfuß, M., 1896, Handbuch der paläarktischen Schmetterlinge. Jena. G. Fischer.
 Swingle, 1921. Journ. of exper. Zool. Vol. 32.

Tafelerklärung.

- Sämtliche Photographien sind unretuschierte Originalaufnahmen, Vergrößerung 1800.
 Fig. 1. Äquatorialplatte der ersten Spermatocyten-Teilung. Zeiss Apochr. 2 mm, n. A. 1,4 Proj. Okul. 4.
 Fig. 2. Äquatorialplatte der zweiten Spermatocyten-Teilung. Optik wie bei Fig. 1.
 Fig. 3 u. 4. Zwei Tochterplatten der ersten Reifeteilung aus demselben Ei. Zeiss Objekt. DD. Okular 18.
 Fig. 5 u. 6. Die Platte in Fig. 3 aufgenommen mit Zeiss Apochr. 2 mm, n. A. 1,4 und zwar in Fig. 5 auf die tiefliegenden Chromosomen scharf eingestellt, in Fig. 6 auf die hochliegenden. Alle Bilder in Fig. 3—6 sind gleich orientiert.
 Fig. 7. Äquatorialplatte der zweiten Reifeteilung im Ei. Objekt. DD. Okular 18.
 Fig. 8. Dasselbe aus einem anderen Ei. Gleiche Optik.
 Fig. 9. Ebenso, Drehaufnahme.
 Fig. 10. Blastodermäquatorialplatte. Zeiss Apochr. 2 mm. Proj. Okular 4.

Genetische Studien an Gerste.

II. Zur Genetik der breitklappigen Gersten.

Von Elisabeth Schiemann.

(Hierzu Tafel 5.)

(Eingegangen am 29. April 1921.)

Im Jahre 1915 habe ich eine Kreuzung zwischen der vierzeiligen lockerährigen Friedrichswerther Wintergerste, H. 77 (Textfig. 1) und der

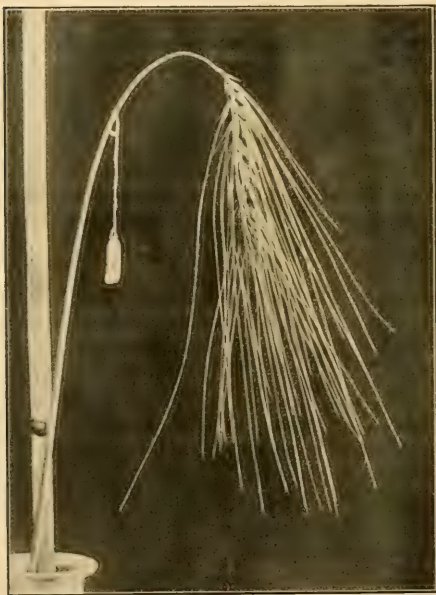


Fig. 1. Friedrichswerther Wintergerste. H. 77.

zweizeiligen dichtährigen Sommergerste Fruwirths frühe Goldthorpe, H. 62 (Textfig. 2) ausgeführt. H. 77 gehört zum *nutans*-Typus, die Goldthorpe-Gersten sind ausgesprochene *erectum*-Formen mit spreizenden Grannen. Für die Kreuzung wurde je ein Individuum verwendet, die Kreuzung zwischen denselben zwei Individuen auch reziprok ausgeführt. F_1 stellt wie zu erwarten eine ziemlich lockere zweizeilige Gerste, aber vom Goldthorpe-Typ dar, mit teilweise fertilen Seitenährchen (Fig. 3), deren Deckspitzen stachelspitzig

bis schmal zugespitzt sind, jedoch nicht begrannt, wie das bei Bastarden zwischen zwei- und mehrzeiligen Gersten, z. B. in *spon-*



Fig. 2. Frūwirths frühe Goldthorpe. H. 62.

taneum-Kreuzungen, auch häufig vorkommt. In F_2 , die teils als Winter-, teils als Februar-, teils als Sommersaat ausgesät wurde, war es nun auf-



Fig. 3. F_1 H. 77 \times H. 62¹⁾.

¹⁾ Die auf der Photographie wiedergegebenen Zahlen: F_1 65 , 62 sind die Stammbuchnummern der beiden Elternpflanzen.

fallend, daß unter den heterozygot-zweizeiligen, außer Ähren mit stachelspitzigen oder zugespitzten Seitenährchen wie F_1 auch solche mit langbegrannnten Seitenährchen auftraten; diese waren stets steril, mitunter aber die Spelzen sehr breit, aufgeblasen; so wurde die Ähre, wenn die Erscheinung besonders stark ausgeprägt war, als luxurierend bezeichnet. Einige dieser als heterozygot bezeichneten Pflanzen erwiesen sich indes in



Fig. 4. Oben *heterolepis*, unten normal zweizeilig homozygoter Typ aus F_2 .

ihrer Nachkommenschaft als homozygot zweizeilig. Ich griff daher auf das Herbarmaterial zurück. Eine nähere Untersuchung ergab, daß die Begrannung nicht an den Deckspelzen sitzt, sondern daß die Deckspelze, die in der für die homozygot zweizeiligen typischen Weise stumpf endet, vollständig verdeckt und eingeschlossen ist von einer abnorm verbreiterten unbehaarten Hüllspelze, die in eine \pm lange, sehr feine Granne ausläuft¹⁾.

¹⁾ Die Hüllspelzen werden auch als Teilklappen bezeichnet; man spricht daher von breitklappigen Gersten.

Die Verbreiterung betrifft nur die eine der beiden Hüllspelzen, nämlich die äußere, während die innere, dem Mittelährchen zugewandte normal ausgebildet ist, d. h. schmal linealisch, kürzer als die Deckspelze, behaart und in eine haarartige kurze Borste auslaufend (Taf. 5, Fig. 3 und 5). Diese breiten, links und rechts wie gescheitelt flach auf den Mittelährchen aufliegenden Seitenährchen geben den von der Variation betroffenen Ähren ein sehr charakteristisches Aussehen (Textfig. 4 oben¹⁾). Von der 1916 geernteten F₁ (S. 16, 69 und 70) sind aus den beiden reziproken Kreuzungen im Laufe der Jahre 597 Samen für F₂ ausgesät worden: da es sich um eine Kreuzung zwischen Winter- und Sommergerste handelt, wintert von den Herbstaussaaten ein großer Teil aus, während von den Sommeraussaaten ein großer Teil sitzen bleibt, d. h. nicht in Ähren schießt. Die Folge davon ist, daß die Beurteilung der Zahlenverhältnisse für die morphologischen Merkmale, die möglicherweise mit den physiologischen, der Winterfestigkeit usw. gekoppelt sein können, außerordentlich erschwert ist. So kamen von den 597 ausgesäten Samen nur 298 = rund 50%, bis zur Ährenentwicklung; das gleiche gilt natürlich für die folgenden Generationen. Man ist daher für die Morphologie besonders auf die Februaraussaaten angewiesen. Da die Fragestellung der Versuche auf die Winterfestigkeit ging, so konnte dieser Umstand nicht voll berücksichtigt werden — die hier mitgeteilten Beobachtungen wurden nebenbei gemacht; das soll die z. T. sehr kleinen Anzahlen erklären. Vergl. Tab. I.

Tabelle I. Auftreten der Variation in F₂.

W = Wintersaat, F = Februarsaat, S = Sommersaat.

65 × 62 F ₂	Aussaat		reif	% reif	2-zeilig hom.	2-zeilig het.	4/6zeilig	Anz. var.	% var.
	Dat.	Anzahl							
S. 17, 16—18	W.	199	70	35,2	16(3 var.)	21(1 var.)	33(1 var.)	5	7,13
S. 17, 254 u. 55	S.	103	63	61,1	6	33	24	0	—
S. 18, 403 u. 404a	F.	100	20	20,0	7	7	6	0	—
S. 18, 404b	S.	55	24	43,7	3	13(1 var.)	8	1	4,17
S. 20, 97	F.	70	64	91,4	14(2 var.)	30(2 var.)	20	4	6,26
S. 20, 138	S.	70	57	81,5	11(2 var.)	17(2 var.)	23	4	7,02

¹⁾ Die untere Ähre zeigt die stumpfendenden Deckspelzen der normalen homozygot-zweizeiligen Ähren.

Fast vollzählig waren sowohl die Februar- als auch die ziemlich frühzeitig im Jahre (28. III.) ausgelegte Sommersaat des Jahres 1920. Von der Februaraussaat kamen zur vollen Entwicklung 91,4%; sechs Individuen gingen früher (z. T. durch Fritfliege) zugrunde; von der Sommersaat 81,5% — die übrigen blieben sitzen, hatten also augenscheinlich Wintercharakter. In beiden Aussaaten befanden sich vier abnorme Individuen, das sind 6,26 bzw. 7,02%. Die Winteraussaat 1916/17, wo von 199 ausgesäten Samen nur 70 Keimlinge überwinterten und zur Ährenbildung kamen, enthielt fünf abnorme Individuen = 7,13%; d. h. der Prozentsatz ist bei Herbst-, Februar- und Sommersaat von der gleichen Größenordnung (vergl. S. 127). Danach scheint es, als ob das Auftreten der Abnormalität unabhängig vom Sommer- oder Wintercharakter des Individuums erfolgt. Die anderen Aussaaten kommen wegen des starken Ausfalls (durch Fritfliege insbesondere) für Zahlenüberlegungen nicht in Frage; ich habe sie nur der Vollständigkeit halber angeführt. In der ganzen F_2 trat die Anomalie 14mal auf; unter diesen 14 F_2 -Pflanzen befindet sich nur eine sechszeilige, alle übrigen sind zweizeilig; und zwar 7 zweizeilig homozygot, gekennzeichnet durch die abgestumpfte, unter der Hüllspelze verborgene Deckspelze (Taf. 5, Fig. 5 und 6); 6 sind zweizeilig heterozygot, mit \pm fertilen Seitenährchen mit stachelspitziger bis ganz kurz begrannter Deckspelze (Taf. 5, Fig. 4). 1918 ist dann noch eine größere Anzahl von F_3 -Familien ausgesät, um die Konstanz dieser Erscheinung zu prüfen; 1919 und 1920 konnte das, wie bereits gesagt, nur gelegentlich anderer Fragestellungen in F_4 und F_5 geschehen.

Die Erscheinung ist nicht immer so stark ausgeprägt, wie bei der in Textfig. 4 abgebildeten Pflanze; die Verbreiterung der Hüllspelzen betrifft manchmal nur einen Teil der Ähre, dann besonders den oberen, oft sind einzelne Ähren der Pflanze ganz normal ausgebildet. Und so führt eine kontinuierliche Reihe zu den Pflanzen, die äußerlich ganz normal sind und dennoch die Abnormalität latent enthalten müssen, wie aus Tab. II¹⁾ hervorgeht. Es tritt nämlich die Erscheinung in vielen F_3 -Familien zutage, deren F_2 -Elter ganz normal war (vergl. hierzu S. 110). — Umgekehrt liefert aber manches abnorme Individuum eine normale Nachkommenschaft, die aber ihrerseits abnorm veränderte Kinder erzeugt, so daß eine Generation übersprungen wurde (z. B. S. 17, 18/45 \rightarrow [S. 18, 144 schmalklappig] \rightarrow S. 19, 86). Eine Gesetzmäßigkeit ließ sich in diesem

¹⁾ Zu Tab. II siehe auch das S. 113 über Verzweigung Gesagte.

Tabelle II.

F₂ 1917 und ihre Deszendenz. † = breitklappig. * = Verzweigung.
 × = Blütenverdoppelung.

F ₂ - Individuum	F ₂ -Familie	Nr. des F ₂ - Individuums	F ₄ -Familie	Nr. des F ₄ -In- divid.	F ₂ Familie
S. 1917	S. 1918				
16, 3	96				
16, 5	97†*×				
		22	S. 20, 102†		(in F ₄ 35 † +, 14 —)
		3	" 103		
16, 8	98	1	" 135		
		19	" 136		
16, 11	99				
16, 24	100				
16, 30	101				
16, 42	102	eingegangen			
16, 51	104	—	S. 20, 104		
		—	" 137		
16, 66	107*	4	S. 20, 133*		
16, 69	108	2	" 99†*		(in F ₄ 21 † +, 23 —, 6 verzw.)
		3	S. 19, 69		
16, 73	109	8	" 70†	{ 49†	S. 20, 143 (23 † +, 11 —)
		18	S. 20, 125	{ 47†	" 144 (63 † +, 16 —)
16, 74	111	eingegangen			
16, 78	112	—	S. 20, 129		
16, 79*					
16, 84	114				
16, 99†					
16, 100	117×	1	S. 19, 71		
		7	" 72		
		25	" 73		
17, 3	118				
17, 5	119				
17, 19	120				
17, 26†	123	1	S. 19, 74†		
		2	S. 20, 130†		
17, 42	125	1	S. 20, 128		
17, 43†*	126†*	4†	S. 19, 75†*		
		7†*	" 76†		
17, 45	127	1	S. 20, 127†		
17, 47	128	3	" 126		

Tabelle II. Fortsetzung.

F ₂ - Individuum	F ₃ -Familie	Nr. des F ₃ - Individuums	F ₄ -Familie	Nr. des F ₄ -In- divid.	F ₅ -Familie
S. 1917	S. 1918				
17, 48	129	2	S. 19, 77		
17, 49	130				
18, 4	131†*×	{ 4†	S. 19, 78†		
		{ 6	" 79		
		{ 14	S. 20, 100		
18, 11	132†*×	{ 10	" 101		
		{ 6	" 134†		
18, 17*					
16, 24	136*×	4×	S. 20, 132†		
18, 26	137				
		{ 1×	S. 19, 80		
18, 28	138†*×	{ 2*×	" 81†		(in F ₄ 6† +, 10 —)
		{ 3	" 82		
		{ 4	" 83		
18, 30†	139				
18, 31*	140†*×	{ 9	S. 19, 84†		
		{ 19	" 85†*		
18, 33*	141×				
18, 44	143×				
18, 45†	144*	{ 1*	S. 19, 86†*		
		{ 2	" 87		
245, 9*					
255, 16	167†×	{ 5	S. 19, 88		
		{ 11	" 89		

Verhalten bisher nicht finden (s. unten S. 125, Körnicke). Andererseits kommen Familien vor, die in allen, oder nahezu allen Individuen breitklappig sind; so die vier einzig überwinterten Pflanzen der F₃-Familie S. 18, 126, von abnormer Elternpflanze stammend, alle hochgradig abnorm; ebenso F₄ in S. 19, 76, mit 18 von 24, F₅ in S. 20, 143 mit 23 von 34, S. 20, 144 mit 63 von 79 Individuen, alle drei von breitklappigen Eltern stammend²⁾).

Etwas abweichend von der Morphologie der Mehrzahl sind bei einzelnen Individuen nicht die Hüllspelzen der Seitenährchen, sondern die

²⁾ Anmerkung bei der Korrektur: In den Wintersaaten 1920/21 der F₄- und F₅-Familien sind auch größere Familien (bis zu 58 Ind.) in allen oder in fast allen Individuen abnorm ausgebildet, sei es vollständig, sei es in einzelnen Ähren, dann besonders in den spät geschoßten Nachkömmlingen.

der Mittelährchen in der oben beschriebenen Weise verbreitert und dann beide gleichmäßig (Taf. 5, 12). Das wurde zuerst für eine F_2 -Pflanze (S. 17, 17/43) notiert und trat in der Nachkommenschaft dieser Pflanze besonders schön und regelmäßig in F_3 (S. 19, 70, Textfig. 5) in Erscheinung. Und endlich kommt es auch vor (Taf. 5, 13 und 14), daß beide, sowohl Mittelährchen als Seitenährchen davon betroffen werden, wie das z. B. eine Ähre der 1920er F_2 -Aussaat zeigt. Und was für die zweizeiligen, das gilt ebenso für die mehrzeiligen Ähren, wo auch Mittelährchen, Seitenährchen oder beide mit breiten begrannnten Hüllspelzen versehen sein können (Taf. 5, 15). Durch die Häufung der Grannen machen die Ähren oft einen stark luxurierenden Eindruck, wie es das in Fig. 6 dargestellte F_2 -Beet in der mittleren Pflanze sehr schön zeigt.

Es ist nun sehr auffallend, daß dieselben Familien, welche die eben beschriebenen Ähren hervorbringen, auch noch weitere Mißbildungen zeigen. Dahingehört erstens die vielfach in der Literatur erwähnte Verdoppelung der Blüten im Ährchen, die ich selbst auch



Fig. 5. *Macrolepis*- und *heterolepis*-Typen aus F_3 .

bei vielen andern Kreuzungen und oft auch in reinen Sorten beobachtet habe, und zweitens die Ausbildung von Nebenährchen, d. h. die Verzweigung der Ähren. Es sind dabei keineswegs immer dieselben Ähren von beiden Anomalien betroffen; im Gegenteil, gewöhnlich verteilen sich die Anomalien auf verschiedene Individuen oder wenigstens auf verschiedene

Ähren eines Individuums. Die Verdoppelung der Blüten kann an beliebiger Stelle der Ähre stattfinden; häufig sitzen die Blüten gehäuft an der Spitze, so daß sich ein förmlicher Schopf bildet; in anderen Fällen sind einzelne Ährchen in verschiedener Höhe betroffen. Die Sorte H. 41, nordafrikanische zweizeilige Nacktgerste besitzt die Eigentümlichkeit,

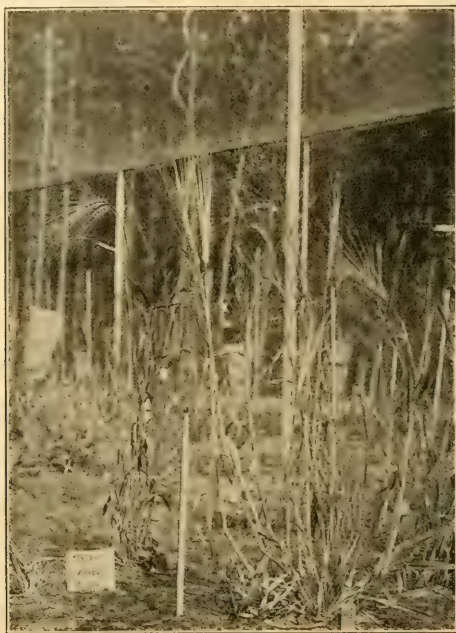


Fig. 6. F_2 65 \times 62.

doppel-, ja 3—4blütige Ährchen stets nur an der Spitze auszubilden; diese Eigenschaft, die jedes Jahr in einigen Exemplaren der reinen Linie (die immer durch normalährige Stammpflanzen weiterkultiviert wird) auftritt, ist auch in alle Kreuzungen mit H. 41 eingegangen, ist also auch erblich (Fig. 7). Die morphologisch gleichartige Erscheinung ist also bei meinen Kreuzungsdendenten und bei der reinen Linie H. 41 genotypisch

durch eine verschiedene Variationsbreite bezüglich des Ortes ihres Auftretens unterschieden.

Ebensowenig wie der Ort der Blütenverdoppelung ist bei meiner Kreuzung der Ort der Verzweigung an der Ähre fixiert: selten am Grunde, meist etwas höher bis zur Mitte der Ähre finden sich 1—5 Nebenähren in gleicher Höhe entspringend, bald kürzer, bald länger, oft büschelförmig gehäuft (Fig. 8 und 9). Ich fand

	in F ₂ 1917	F ₂ 1918	F ₃ 1918	1919 und 1920
verzweigte Ähren . . .	2 Ind.	2 Ind.	in 8 Fam. 15 Ind.	zahlreich,
Blütenverdoppelung . .	nicht not.	1 „	„ 11 „ 16 „	nicht ausgezählt

Unter den acht Familien mit verzweigten Ähren besaßen in einer Familie (S. 18, 107) sämtliche fünf Individuen verzweigte Ähren. Die kleinen Zahlen rühren von Auswinterung her¹⁾.

Die Tabelle II, in der die Nachkommenschaft aus der F₂ 1917 der Kreuzung aufgenommen ist, zeigt die Verteilung der Anomalien mit dem häufigen Zusammenfallen beider Erscheinungen in der gleichen Familie, und andererseits die scheinbar ganz regellose Art des Auftretens.

Die Neigung Nebenähren auszubilden habe ich in der reinen Linie H. 62 öfters beobachtet; sie ist durchaus als Mißbildung anzusehen. Diese Mißbildung könnte also in der Kreuzungsdesszendenz als von H. 62 ererbt angesehen werden. Wodurch die Ausbildung ausgelöst wird, kann ich nicht sagen; sie kommt gelegentlich, obgleich selten, auch in anderen Linien vor: besonders häufig war die Erscheinung im Sommer 1919, was darauf schließen läßt, daß sie in einer gewissen Abhängigkeit



Fig. 7. Blütenverdoppelung bei H. 41.

¹⁾ In diesem Sommer sind wiederum größere Familien gezogen, bei denen jedes Individuum ein bis mehrere verzweigte Ähren besitzt.

von der Witterung steht¹⁾. Jedenfalls besitzt die reine Linie Schutzstoffe, welche die in der Anlage vorhandene Neigung zu Mißbildungen normalerweise unterdrücken. Ich komme darauf später noch zurück (S. 128). Anders verhält sich die Verbreiterung der Hüllspelzen. Eine solche Erscheinung habe ich in meinen nunmehr siebenjährigen Versuchen niemals sonst beobachtet, ebensowenig in den gleichzeitig jedes Jahr im Institut gezogenen reinen Linien. Während also die Verzweigung der Ähren eine Eigenschaft ist, die latent im Charakter der Art liegt, haben wir es bei der Verbreiterung der Hüllspelzen augen-

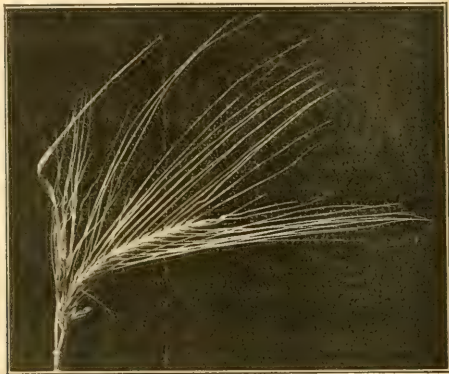


Fig. 8.

scheinlich mit einem morphologischen Merkmal zu tun, das dem Artbilde an sich fremd ist. Für ihre Entstehung kommen zweierlei Ursachen in Frage: Mutation und Bastardierung; es soll versucht werden zwischen beiden zu entscheiden.

Der erste Eindruck war bei dem ausgesprochenen Charakter einer Mißbildung der, daß es sich um eine Mutation handle. Die Ähnlichkeit mit der unten zu beschreibenden Varietät *Hordeum distichum abyssini-*

¹⁾ Über Verzweigung der Ähren vergl. Schneider: Untersuchungen über eine neue luxurierende Gerstenform. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1. 1913. S. 301—322. Der Verf. bespricht auch die ältere Literatur über diese Frage.

nicum veranlaßte mich die Erscheinung zunächst als *mutatio abyssinicum* (*mut. ab.*) zu bezeichnen und als solche habe ich sie der Kürze halber bis heute in meinen Protokollen geführt. Da F_1 normal ausgebildete Ähren hatte, und der Prozentsatz der mutierten Pflanzen in F_2 sehr klein war, so wäre es möglich gewesen, daß die Mutation erst einen F_1 -Gameten betroffen hätte. Dagegen spricht die Tatsache, daß die Erscheinung sich in allen, von drei verschiedenen F_1 -Pflanzen herrührenden Saaten fand, während die F_1 -Pflanzen alle aus der Kreuzung der gleichen beiden Individuen der Stammpflanzen 65 und 62 herstammen; es müßte also die Mutation den einen P-Elter getroffen haben. Sie ist rezessiv — einmal weil F_1 normal ist und zweitens weil die mutierten Pflanzen wenigstens latent (siehe oben) die Anomalie übertragen. Die Mutation müßte zudem beide Gameten der betreffenden Elternpflanze betroffen haben, da die genannten F_2 -Familien aus reziproken Kreuzungen stammen.

Mehr Wahrscheinlichkeit hat aber die andere Lösung der Ursprungsfrage, nämlich als Folge der Bastardierung. Der Zusammenhang mit der eben beschriebenen Neigung zur Verzweigung sowohl wie das zuletzt erwähnte Verhalten der F_2 aus reziproken Kreuzungen weist darauf hin, daß wir es nicht mit einer Mutation, d. h. mit einer Veränderung eines Gens, wodurch diese auch immer verursacht sein könnte, zu tun haben, sondern vielmehr mit einer Kombinationserscheinung. Am schwerwiegendsten aber ist die Tatsache, daß es sich nicht um einen einzeln dastehenden Fall handelt, sondern die gleiche Beobachtung bereits, wenn auch selten, in der Literatur erwähnt wird. Ich muß deshalb auf diese Angaben näher eingehen.

Die diesbezüglichen Mitteilungen finden sich im Verlaufe der systematischen Erörterungen und Sortenbeschreibungen verstreut bei



Fig. 9.

Körnicker und Atterberg¹⁾. Die erste derselben stammt von Körnicker in seiner Abhandlung über die Saatgerste in der Zeitschrift für das gesamte Brauwesen 1882, ist dann 1885 in sein Handbuch des Getreidebaus aufgenommen und 1895 bei Gelegenheit einer Gerstenausstellung in Köln wiederholt. Sie ist im wesentlichen auch in der zweiten Darstellung, der von Atterberg im Journal für Landwirtschaft 1899, mit verarbeitet. Diese Systeme sind auf eine größere Anzahl primitiver und kultivierter Formen und auf die bis dahin bekannten Kreuzungsprodukte aufgebaut. Da innerhalb der Art *Hordeum sativum* und auch mit *H. spontaneum* eine anscheinend unbeschränkte Kreuzungsfähigkeit besteht, so können durch Kombination schließlich alle denkbaren Typen erhalten werden und ein Systematisieren nach modernen, phylogenetischen Gesichtspunkten ist mit diesen Kreuzungsprodukten nicht möglich. Das ist in der späteren, nachmendelistischen Periode auch voll erkannt und von A. Schulz berücksichtigt worden. Er greift auf die alte Einteilung in zwei- und mehrzeilige Gersten zurück und scheidet grundsätzlich alle Zwischenformen hybriden Ursprungs und (was für uns jetzt selbstverständlich ist) alle inkonstanten Formen aus. Aber auch ihm gelingt es nicht, ein wirklich phylogenetisches System aufzustellen, wie wir es etwa für den Weizen in den drei Reihen, der Einkorn-, Emmer- und Dinkelreihe besitzen; dazu fehlt z. Z. vor allem noch jeglicher Anhalt über den Ursprung der mehrzeiligen Gersten (vergl. auch v. Ubisch 1916 dies. Zeitschr. XVII, S. 125).

A. Schulz²⁾ stellt als eine besondere Gruppe unter den zwei-zeiligen Gersten neben *Hordeum distichum normale* die sog. Fehlgerste, *H. dist. deficiens*, bei der die Seitenährchen stets geschlechtslos sind und die Blütenhülle stark reduziert ist, zuweilen bis zur völligen Unterdrückung der Vorspelze.

¹⁾ F. Körnicker, 1882. Die Saatgerste. Zeitschr. f. d. gesamte Brauwesen. N. F. 5. S. 113 ff.

F. Körnicker, 1885. Die hauptsächlichsten Formen der Saatgerste. Berlin, Parey.

F. Körnicker, 1895. Die hauptsächlichsten Formen der Saatgerste. Kölner Ausstellung.

A. Atterberg, 1899. Die Varietäten und Formen der Gerste. Journ. f. Landwirtschaft. 47. S. 1—44.

Werner und Körnicker, 1885. Handbuch des Getreidebaus. Bd. I.

²⁾ A. Schulz, Die Geschichte der kultivierten Getreide, Nerbert. Halle 1913, S. 94.

H. distichum deficiens zerfällt in zwei Formenkreise:

- | | | |
|-----|--|--|
| I. | <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <i>deficiens</i> Steudel¹⁾, blaßgelb
 <i>Seringei</i> Kcke, braun
 <i>Steudelii</i> Kcke²⁾, schwarz </div> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle; font-size: 2em; margin: 0 5px;">}</div> </div> | <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> je zwei Hüllspelzen an den Mittel- und
 Seitenährchen, schmal linealisch.

 die Hüllspelzen der Seitenährchen sind
 ungeteilt und weiß mit der Ährchenachse
 verwachsen; die Hüllspelzen der
 Mittelährchen sind breit lanzett-
 lich, daher die ganze Gruppe II als
 breitklappige Gersten bezeichnet wird.
 (Taf. 5, Fig. 8—11). </div> |
| II. | <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <i>abyssinicum</i>³⁾ Ser., gelb
 <i>macrolepis</i> A. Br., schwarz </div> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle; font-size: 2em; margin: 0 5px;">}</div> </div> | |

Die meisten der genannten Formen zerfallen in mehrere Unterformen, die bei Schulz nicht näher unterschieden werden, von denen aber einige bei Atterberg beschrieben sind³⁾.

Die Heimat der ganzen Gruppe ist das abessinische Hochland; sie werden in Abessinien und Arabien angebaut, sind bei uns nur in die botanischen Gärten aufgenommen und von hier aus zu Kreuzungen verwandt worden. In Abessinien ist auch die einzige mehrzeilige breitklappige Gerste var. *curylepis* Kcke (bei Körnicke var. 6) heimisch, bei der alle drei Ährchen der Spindel je zwei breitklappige begrannete Hüllspelzen tragen. Ein von Schimper gesammeltes Exemplar befindet sich im Berliner Herbar. Die Ähre ist dicht, blaßgelb, 5—6 cm lang.

Körnicke hat die *deficiens*-Formen (1885), ohne eine Unterteilung vorzunehmen, lose aneinandergereiht an die zweizeiligen Gersten angeschlossen (als var. 38—42).

¹⁾ Steudel faßt 1842 in den vom Reiseverein herausgegebenen Pflanzen Schimpers die beiden Formen *deficiens* und *Steudelii* als *decipiens* zusammen.

²⁾ In unserer Institutssammlung als H. 91 geführt.

³⁾ A. a. O. Nr. 97—102 in schwarzer zweizeiliger Gerste von Vilmorin-Andrieux, Paris bezogen — zu *deficiens* gehörend.

Nr. 143—146 in schwarzer zweizeiliger Gerste von Vilmorin-Andrieux, Paris bezogen — zu *macrolepis* gehörend, von Körnicke als *Hordeum Braunii* bezeichnet.

Nr. 148—152 in derselben schwarzen zweizeiligen Gerste, zu var. *macrolepis* Kcke gehörend.

Sie unterscheiden sich besonders durch die als A, B, C, D bekannten Behaarungs- und Bezeichnungensmkmale.

A | Basalborste Landgerstentypus

B | Basalborste Landgerstentypus

C | Basalborste Chevalliergerstentypus

D | Basalborste Chevalliergerstentypus

A | 1. Nervenpaar glatt,

C | 1. Nervenpaar glatt,

B | 1. Nervenpaar bezahnt.

D | 1. Nervenpaar bezahnt.

Tabelle III. Tabellarische Übersicht der bei Atterberg aufgeführten *macrolepis*-Formen¹⁾.

	<i>Hordeum macrolepis</i>	Zeilig- keit	Kreuzungs- produkt = ×	Kon- stanz	Züchter	
129	<i>H. m. hexast. verum</i> B	6	×	kon- stant	Rimpau-Voss	
130	" " <i>parall. spurium</i> B	6	×	inkon- stant		≡ Kcke var. 6 = <i>eurylepis</i> .
131	" " <i>vulgare</i> D	4	×	k.		≡ Kcke var. 18 = <i>latiglumatum</i> .
132	" " <i>muticum nutans</i> B	2	×	zieml k.		
133	" " <i>nutans</i> B	2				aus der entspr. schwarzen Gerstenform bei mir entstanden.
134	" " " C	2				aus der entspr. schwarzen Gerstenform bei mir entstanden.
135	" " <i>deficiens erectum</i>	2 def.			Voss	= var. <i>def. platylepis</i> .
136	" " " <i>nut. B brevisetum</i>	"				aus einer entspr. schwarzen Gerstenform entstanden.
137	" " <i>deficiens nut. B longisetum</i>	"			Körncke	≡ Kcke var. 51 = <i>Rehmii</i> ; in einer Landgerste aus Franken aufgefunden.
138	" " <i>deficiens nut. D</i>	"	×	k.		≡ Kcke var. 38 = <i>abyssinicum</i> . Orig. aus Abessinien.
139	" " <i>nigrum hexast. verum</i> B	6	×	k.	R.-V.	≡ Kcke var. 8 = <i>hex. platylepis</i> .
140	" " <i>nigrum hexast. verum</i> D	6	×	k.	R.-V.	
141	" " <i>nigrum parall. verum</i> D	6	×	i. ↓ k.	R.-V.	
142	" " <i>nigrum vulgare</i> D	4	×	k.	R.-V.	≡ Kcke var. 19 = <i>tetr. atrospicatum</i> .
143	" " " <i>nutans</i> A	2			Vilmorin- Andrieux	$\left\{ \begin{array}{l} = \text{Kcke} \\ \text{var. 37} = \\ \text{Braunii} \end{array} \right\} \begin{array}{l} 27\% \text{ in schwarzer} \\ \text{zweizeiliger} \\ \text{Gerste zusammen} \\ \text{mit } \textit{deficiens-} \\ \text{Formen.} \end{array}$
144	" " " " B	2				
145	" " " " C	2				
146	" " " " D	2				

¹⁾ Der Text ist im einzelnen wörtlich und vollständig nach Atterberg; die Anordnung in Tabellenform habe ich der Übersichtlichkeit halber gewählt, vor allem um das gemeinsame der bei Atterberg lose aneinandergereihten Formen, insbesondere hinsichtlich der Herkunft, hervortreten zu lassen.

verum = Querfurche an der Basis des Kornes.

spurium = glatte Basis.

Über die Bezeichnungen A bis D siehe Anm. auf S. 117.

Tabelle III. Fortsetzung.

	<i>Hordeum macrolepis</i>	Zeilig- keit	Kreuzungs- produkt = X	Kon- stanz	Züchter	
147	<i>H. m. nigrum deficiens erect.</i>	2 def.			Voss u. Bolin	= Voss var. <i>def. platylepis nigrum</i> .
148	" " " " <i>nut. AB</i>	"			Vilmorin- Andrieux	= Kcke var. 39 = <i>macrolepis</i>
149	" " " " " B	"				
150	" " " " " C	"				
151	" " " " " D	"				
152	" " " " " B	"				
	<i>laeve</i>					
153	" " <i>nudum vulgare B</i>	4	X	k.	Voss Kr. Nr. 5	
154	" " " <i>mutic. nut. B</i>	2/4	X	k.		
155	" " <i>nigronudum vulgare B</i>	4				= Kckr var. = <i>tetr. duplonigrum</i> ; aus ein. entspr. nackten, nichtkonstanten <i>Commune</i> -Form bei mir entstanden, geht in d. entspr. <i>Macrolepis-Nudum</i> -Form teilweise über, sonst konstant
156	" " " <i>mut. vulg. B</i>	2/4	X	k.	Voss Kr. Nr. 5	
157	" " " " <i>nut. B</i>	2/4	X	k.		
158	" " " <i>nut. B</i>	2		wahr- sch. k.		

Atterberg trennt die *macrolepis*-Gruppe, die Alex. Braun 1848 als Spezies aufgestellt hatte, als Unterart von *commune* einerseits, *furcatum* und *inermis* (Kapuzengersten und grannenlose Gersten) andererseits, während er die Gruppe *deficiens* als Varietät auffaßt, die in allen vier Unterarten vorkommt (eine Folge der Einbeziehung der Bastarde in sein System).

Für die Abstammungsfrage ist es von Interesse, die Herkunft der von Atterberg beschriebenen Formen festzustellen. Atterberg beschreibt 38 *macrolepis*-Formen. Ich habe diese unter Hervorhebung der für meine Überlegungen wichtigen Angaben zu Tabelle III zusammengestellt und füge die wesentlichsten Ausführungen aus seiner Arbeit an:

S. 37 heißt es: „Die *macrolepis*-Formen sind durch die großen, breiten Hüllspelzen, welche das Korn nicht selten ganz decken, leicht kenntlich. Bei den hierher gehörenden

Polystichum-, *Rostratum*- und *Muticum*¹⁾-Formen zeigen alle Hüllspelzen, bei den *Distichum*- und *Deficiens*-Formen nur die Hüllspelzen der Mittelährchen diese Ausbildungsart. Bei den untersten Ährchen sind die Hüllspelzen oft kleiner, etwa wie die der *Commune*-Formen.“

„Die *Macrolepis*-Formen finden sich nicht in Europa in Kultur. Nur Körnickes *H. distichum* *Rehmii* ist in einer Landgerste aus Franken gefunden. Von Abessinien und Arabien stammen die in den botanischen Gärten befindlichen Formen. Sehr oft entstehen aber *Macrolepis*-Formen bei der Aussaat von Kreuzungsprodukten²⁾. So bekam ich bei der Aussaat eines nicht konstanten *H. nigrum rostratum* aus der Kreuzung 5 (Voss) unter den 47 Ähren der Ernte 8 Ähren³⁾ von *Macrolepis*-Formen, und bei Aussaat eines *H. nigrum muticum* aus derselben Kreuzung unter 68 Ähren 11 Ähren³⁾. *Macrolepis*-Formen Rückschläge von den *Macrolepis*-Formen kommen ebenfalls vor²⁾.“

Es folgt die Beschreibung von Nr. 129—158, d. h. von 30 Sorten, die nach ihrer Herkunft folgendermaßen einzuteilen sind (vergl. Tab. III).

- I. Formen in einer Saatprobe schwarzer zweizeiliger Gerste gefunden, die von Vilmorin-Andrieux bezogen wurde, augenscheinlich also ein Probe schwarzer abessinischer zweizeiliger Gerste; umfaßt die Nr. 143—146, identisch mit Körnickes var. 37 = *H. d. Braunii*; Nr. 148—152 „ „ „ „ 39 = „ *macrolepis*. Außer diesen gab das betreffende Saatmaterial noch die *deficiens*-Formen 97—102 und die *distichum*-Formen 89—95⁴⁾.

- II. Kreuzungsprodukte aus Kreuzungen von Rimpau, Beijerinck und Voss, teils von Atterberg, teils von Voss herausgezüchtet, aber nicht alle zur Konstanz gebracht.

- a) Unter den sieben Kreuzungen, deren P-Formen genannt sind, befindet sich eine von Rimpau ausgeführte, *H. hexastichum* L. \times *H. macrolepis* A. Br. (*macrolepis nigrum deficiens nutans*). Hier gehören Nr. 129, 139—142.
- b) Von einzelnen Formen wird nur angegeben Kreuzungsprodukt (\times); sie stammen vermutlich aus derselben oder analogen Kreuzungen (Nr. 130, 131, 132, 154, 157, 158).
- c) Hierher gehören wohl auch die Formen, von denen Atterberg angibt: aus der entsprechenden schwarzen (bezw. nackten) Gerstenform bei mir entstanden (Nr. 133, 134, 136, 155).

¹⁾ *rostratum*: Seitenährchen nur ganz kurz begrannt, fruchtbar oder nicht fruchtbar; Kreuzungsprodukte; — *muticum*: Seitenährchen unbegrant, sonst wie vorige.

²⁾ Von mir gesperrt.

³⁾ ? wieviel Pflanzenindividuen?

⁴⁾ Eine sehr schöne Herbarsammlung von Atterberg mit und zu diesen Nummern befindet sich im Museum der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin.

- III. Aus einer Kreuzung von Voss, (Kreuzung Nr. 5) *H. nudum vulgare* \times *H. nigrum nutans* stammend (Nr. 153 nackt, weiß vierzeilig und Nr. 156 nackt, schwarz zwei- bis vierzeilig [s. unten]).
- IV. Von Körnicke in einer Landgerste aus Franken aufgefundenen Form (Nr. 137), die Körnicke als var. 51 = *Rehmii* beschrieben hat.
- V. Von Voss, bzw. Körnicke beschriebene, Atterberg nicht bekannte Formen.

In Gruppe I bieten die Nr. 148—152 das natürlich vorkommende abessinische Material der schwarzen *deficiens-macrolepis*-Form; die natürlich vorkommende weiße Form = *abyssinicum* hat Atterberg nur als Kreuzungsprodukt, wie sub II erhalten. Die Nr. 143—146 gehören zu *H. distichum Braunii*, einer Form mit normal ausgebildeten „*distichum*“-Seitenähren; von dieser sagt Körnicke 1882 (Zeitschr. f. Br. S. 202), sie sei „1875 aufgetreten“ — in der Aussaat eines Gemisches von *macrolepis*- und *Steudeli*-Ähren, in drei Ährenexemplaren und sofort konstant gewesen.“

Aus Gruppe II geht hervor, was ja nicht verwunderlich ist, daß Kreuzungen mit einem *macrolepis*-Elter verschiedene, früher oder später konstant werdende *macrolepis*-Typen abspalten.

Zieht man das Fazit aus all diesen Ausführungen, so ergibt sich, daß die allermeisten der beschriebenen Formen sich auf die eine abessinische, in geringfügig von einander abweichenden Varietäten vorkommende Gerste, *Hord. dist. macrolepis*, zurückführen lassen. Nur die Gruppen III und IV fordern eine andere Erklärung für ihren Ursprung. Atterberg sagt nun hierzu: „sehr oft entstehen *macrolepis*-Formen bei der Aussaat von Kreuzungsprodukten“: gemeint sind nach dem ganzen Zusammenhang Kreuzungen, bei denen beide Eltern normale, lineale Hüllspelzen besitzen, so daß die Erscheinung als ein Kreuzungsnovum aufzufassen ist. Als Beispiel wird dann allerdings nur die oben genannte Kreuzung Nr. 5 von Voss angeführt; ich habe auch in der Literatur keinen weiteren Fall ausfindig machen können.

Aus der Kreuzung Nr. 5 sind in die verschiedenen Gruppen des Systems bei Atterberg verteilt folgende Typen:

Nr. 81. *H. nigrum rostratum vulgare* B; nicht konstant¹⁾.

„ 112. *H. nudum muticum nutans* B: konstant: Körnerfarbe grünlich bis braun.

¹⁾ Wahrscheinlich bezieht sich die Aufspaltung 8 *macrolepis*:39 *commune* auf Nr. 81.

- Nr. 120. *H. nigronudum rostratum vulgare* B; nicht konstant.
 „ 121. „ „ „ *muticum nutans* B; konstant,
 „ 122. „ „ „ *nutans* B; konstant (entsprechend Körnickes
 var. 47, *dist. janthinum*).
 „ 153. *H. macrolepis nudum vulgare* B; konstant. (Grannen der Hüll-
 spelzen in der Länge wechselnd.)
 „ 156. *H. macrolepis nigronudum muticum vulgare* B; konstant.
 D. h.: zweizeilig nackt schwarz Nr. 122,
 zwei- bis vierzeilig nackt schwarz Nr. 120,
 „ „ „ bespelt schwarz Nr. 81 und 121,
 „ „ „ nackt gelb Nr. 112,
 „ „ „ „ schwarz *macrolepis* Nr. 156,
 vierzeilig nackt schwarz *macrolepis* Nr. 153.

Die übrigen Formen, die aufgetreten sein müssen, stellten wohl keine neuen Typen dar und sind vermutlich aus diesem Grunde nicht aufgenommen und besonders beschrieben worden.

An die *macrolepis*-Formen schließen wir nun die ihnen morphologisch nahestehenden „*heterolepis*“-Formen an, die Atterberg als Anhang zu seiner Unterart *Commune* stellt. Atterberg verfährt nicht konsequent, wenn er für diese Formen deshalb in seinem System keinen Platz findet, weil er sie als Übergangsformen ansieht und nicht zur Konstanz hat bringen können; wir sehen ja, daß er eine große Anzahl derartiger Typen unbedenklich fest eingereiht hat. Nach unsern heutigen Anschauungen ist allerdings allein der für *heterolepis* eingeschlagene Weg der richtige; solche Formen gehören als inkonstante Kreuzungsprodukte nicht in das System hinein.

Das Charakteristikum der *heterolepis*-Formen ist die *macrolepis*-artige Ausbildung der äußeren Hüllspelze der Seitenährchen, während die innere, sowie beide Hüllspelzen der Mittelährchen normal ausgebildet sind. Ich füge die Beschreibung der fünf hierher gestellten Varietäten bei, da sie an nicht jedermann zugänglicher Stelle veröffentlicht sind. Atterberg schreibt S. 37:

- „Nr. 124. *H. heterolepis parallelum verum* B. Konstanz etwa 80%. Mit Körnickes var. 7 *H. hexastichum recens* übereinstimmend.
 Nr. 125. *H. het. rostratum zeocrithum verum* A. Form, bei welcher die oberen Seitenährchen wie *het. rostratum hexastichum*, die untersten aber wie *heterolepis muticum zeocrithum* ausgebildet sind.
 Nr. 126. *H. heterolepis erectum*, Körnickes var. 36. *H. dist. heterolepis*. Von mir nicht gesehen.

Nr. 127. *H. heterolepis nigrum parallelum spurium* B; Konstanz etwa 80%.

Nr. 128. *H. heterolepis nudum zeocrithum verum* A. Konstanz nur etwa 50%. Ähren oft nur teilweise als *Heterolepis* ausgebildet.⁴

Körnicker beschreibt die beiden Varietäten Nr. 124 und 126 folgendermaßen:

var. 7 *recens* (Nr. 124, Atterberg) Kcke, Neugerste; sechszeilig. Die äußere Teilklappe der Seitenährchen ist sehr breit lanzettlich, kahnförmig gewölbt, kahl, fünfnervig, mit einer derjenigen der Scheinfrucht gleichartigen, nur unbedeutend kürzeren Granne, die äußere Kante der Scheinfrucht von der Mitte der Rückseite bis zur Mitte der Bauchseite umfassend; die übrigen Teilklappen sind normal und behaart.

var. 36 *heterolepis* Kcke (Nr. 126, Atterberg), verschiedenklappige Gerste; zweizeilig, blaßgelb. Teilklappen der Mittelährchen normal, behaart. Bei den Seitenährchen ist die dem Mittelährchen abgewandte Teilklappe sehr breit, gewölbt, fünfnervig, so lang wie die äußere Spelze der Mittelährchen, dann in eine lange, feine, aufrechte Granne auslaufend, welche viel kürzer ist, als die Granne der Mittelährchen; kahl¹. Die andere Teilklappe der Seitenährchen ist normal, lineal-lanzettlich, behaart.

Varietät von *H. erectum*, erschien im Sommer 1880 unter meinen Übergangsgersten, welche sich in Variation befinden. Sie verhält sich seitdem wie die var. *recens*, mit welcher sie auch fortwährend in Variation ist.

Aus der Beschreibung ist sofort ersichtlich, daß es sich um die gleiche Mißbildung handelt, die in meiner Kreuzung H. 62 × H. 77 aufgetreten ist.

Über den Ursprung der *heterolepis*-Formen erfahren wir das gleiche wie über den der *macrolepis*-Formen. Sie gehen hervor:

1. aus Kreuzungen mit *macrolepis*-Formen, wo sie nach Atterberg als Übergangsformen zwischen den *commune*- und den *macrolepis*-Formen anzusehen sind;
2. aus Kreuzungen zweier normalklappiger Eltern, wie die Nr. 124 und 126 = *recens* Kcke und *heterolepis* Kcke.

Die der 1. Gruppe zugrunde liegenden Kreuzungen sind nicht näher präzisiert worden: nach der Bezeichnung der Spaltprodukte:

Nr. 126 zwei- bis vierzeilig, weiß, *zeocrithum*,

Nr. 127 vierzeilig, schwarz, bespelzt,

Nr. 128 zweizeilig, *zeocrithum*, nackt

¹) Vgl. hierzu die Behaarung auf Taf. 3.

kommt indessen wohl die Kreuzung 3 von Rimpau: *H. hexastichum* L. \times *macrolepis nigrum deficiens nutans* = *macrolepis* A. Br. in Frage.

Zu 2. gibt Körnicke als Elternpflanzen (W. u. K. S. 153) *H. dist. erectum* (Sommergerste) \cdot *H. hexast. parallelum* (Wintergerste) an.

Die *heterolepis*-Formen sind weder von Körnicke noch von Atterberg bis zur Konstanz gebracht worden: Atterberg gibt an für Nr. 124 (= *recens* Kcke) und Nr. 127 etwa 80%; für Nr. 128 etwa 50%, von letzteren seien zudem die Ähren oft nur teilweise als *heterolepis* ausgebildet. Körnicke sagt von seiner var. *heterolepis*, sie sei in fortwährender Variation mit der var. *recens*; und von *recens*: „sie ist nicht konstant; namentlich schlägt sie in die zweizeilige var. *heterolepis* Kcke um: sie erscheint aber in zahlreichen Exemplaren“. Bekanntlich ist Mehrzeiligkeit rezessiv: ein Rückschlag von der sechszeiligen *recens* auf die zweizeilige *heterolepis* ist also nicht möglich — eine Warnung, die vormendelschen Spaltungsergebnisse mit Vorsicht zu verwenden. Vielleicht hat Körnicke die letzten spät schossenden Ähren bei welchen nach meinen Beobachtungen die Seitenährchen oft steril sind, ohne daß die Anomalie der Hüllspelzen verändert ist und die deshalb den zweizeiligen Ähren phänotypisch gleichen, als wirklich zweizeilige angesprochen; die Descendenz solcher Pseudo-Zweizeiler ist natürlich wieder mehrzeilig.

Als dritte Kreuzung, bei der nachgewiesenermaßen von normalklappigen Elternformen breitklappige Deszendenten stammen, kann ich nun meine oben beschriebene Kreuzung H. 62 \times H. 77 hinzufügen; und zwar wurden vorwiegend *heterolepis*-Formen, vereinzelt aber auch reine *macrolepis*-Formen beobachtet. Daß eine etwaige Spontanbastardierung mit dem weißährigen *H. abyssinicum*, das als H. 91 im Institut kultiviert wird, nicht in Frage kommt, folgt einmal aus der Versuchsanordnung (sämtliche Stammpflanzen waren z. Z. der Blüte gebeutelt) und zweitens aus der Art der Spaltung, dem Fehlen jeglicher *deficiens*-Formen: alle breitklappigen Typen gehörten der Ausbildung der Seitenährchen nach zu *distichum* (vergl. Taf. 5, die Seitenährchen der Kreuzungsprodukte Fig. 3—5 und 13—15 gegen die von H. 91 in Fig. 9—11).

Übereinstimmend mit meinem Versuch ist bei Körnicke folgendes:

1. die Typen der Elterngersten sind eine zweizeilige *erectum*-Gerste und eine mehrzeilige Wintergerste, beide normalklappig;
2. F_1 und der größte Teil von F_2 sind normalklappig;
3. ein Teil der *heterolepis*-Formen in F_2 sind der Beobachtung entgangen: erst von F_3 ab, wo die Eigenschaft innerhalb der Familien,

nicht mehr nur am Individuum in Erscheinung tritt, fällt sie ins Auge;

4. die Erscheinung betrifft niemals alle Individuen in gleichem Maße, sondern ist stark variabel. Der Prozentsatz nimmt im Laufe der Generationen anscheinend zu. Welcher Faktor die Modifikation nach der \pm -Seite bedingen könnte, soll später erörtert werden.

In Anbetracht dieser übereinstimmenden Beobachtungen muß die Ursache des Auftretens dieser morphologischen Anomalie in der Kreuzung gesehen werden. Die erbliche Verknüpfung der Erscheinung mit der nicht anders denn als Mißbildung aufzufassenden Blütenverdoppelung und Ährenverzweigung läßt darauf schließen, daß in der vorliegenden Kreuzung zwei heterogene Erbfaktoren zusammenreffen; das hat zur Folge, daß ihre materiellen Träger, zwei chemisch oder physikalisch nicht aufeinander abgestimmte Substanzen, sich nun gegenseitig stören und nur allmählich einen Gleichgewichtszustand erreichen. Dadurch ist die besonders anfangs sehr geringe Konstanz, sowie ihr allmähliches Steigen zu verstehen. Es ist auch nicht berechtigt auszusagen, daß nur (bis höchstens) 80% der Individuen die Anomalie erben. Sie wird vielmehr, eben des mangelnden Gleichgewichtszustandes wegen, nur bei 80% manifest; ehe nicht experimentell nachgewiesen ist, daß die verbleibenden 20% dauernd normal weitervererben, steht nicht fest, ob der normale Zustand bei diesen 20% genotypisch bedingt ist. Daß aber auch äußerlich normale von anormalen abstammende Individuen die Anomalie übertragen können, also genotypisch selbst anormal sein können, geht aus meinen Versuchen mit Sicherheit hervor (vergl. das auf S. 110 gesagte und Tab. II, unten S. 17, 18/45). Bei Körnicke sowohl wie bei mir wurden eine Wintergerste und eine Sommergerste miteinander gekreuzt; es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß Winter- und Sommergersten eine physiologisch — speziell chemisch physiologisch sehr verschiedene Konstitution mit sich bringen¹⁾, so daß es kein Zufall ist, daß gerade in solchen Kreuzungen Entwicklungsstörungen im oben angegebenen Grade und Sinne sich auswirken können.

Nach dem ganzen Verhalten der Erscheinung zu urteilen, haben wir es hier mit einer neuen Zwischenrasse nach de Vries zu tun und

¹⁾ Gaßner u. Grimme: Beiträge zur Frosthärte der Getreidepflanzen. Ber. dtsh. bot. Ges. 31, 1913, S. 507.

zwar insbesondere mit einer Mittelrasse. Ich brauche auf diese Begriffe hier nicht ausführlich einzugehen; Alverdes hat kürzlich bei seinen Cyklops-Studien, wo es sich um analog vererbte Abnormitäten handelt, die Begriffe ausführlich diskutiert¹⁾. Zu dem dort gesagten möchte ich aus den de Vriesschen Erörterungen nur wenig noch hinzufügen. De Vries bezeichnet als Zwischenrassen solche, die eine semi-latente Eigenschaft enthalten, die im Kampf mit der antagonistischen aktiven Eigenschaft steht; wenn beide Eigenschaften sich etwa das Gleichgewicht halten, entstehen die Mittelrassen; wenn die normale stark überwiegt, die Halbrassen. Beide sind durch ihre, durch den Streit der Antagonisten bedingte sehr starke Variabilität gekennzeichnet. Auch die Art und Weise des Auftretens der oben beschriebenen Anomalie ist ganz das nach de Vries für Zwischenrassen charakteristische: die fragliche Eigenschaft tritt als Minus-Variation auf und kann durch Selektion insofern gesteigert werden, als sie ihrem Mittelwert zustrebt. Über diesen hinaus ist die Selektion dann wirkungslos. Und so erklärt sich die scheinbar zunehmende Konstanz, die in den Versuchen von Atterberg bis zu 50 bzw. 80% gesteigert werden konnte, was ich auch von F₂ bis F₄ hin bestätigt fand²⁾.

Es ist nun die Frage, welche Bedingungen für die Aktivierung der Anlage maßgebend sind. Daß die Zwischenrassen durch die Lebenslage stark beeinflussbar sind, ist bekannt und ich verweise wiederum auf die Ausführungen von Alverdes (a. a. O.). Die Frage, ob gute oder schlechte Lebenslage fördernd wirkt, ist auch bei den Gersten vielfach erörtert worden, namentlich bezüglich der Verästelung der Ähren. Dabei scheinen sich spezifische Unterschiede geltend zu machen, besonders sollen die Wintergersten zu Anomalien neigen.

Körnicker hat festgestellt, daß bei seinen Varietäten *recens* und *heterolepis* der Prozentsatz abnormer Individuen von der Aussaatzeit abhängig ist. Er sagt (S. 153, 1885):

„Beide Varietäten stimmen auch darin überein, daß ein großer Teil der Ähren ja nach der Aussaatzeit nur normale Klappen, ein anderer nur vereinzelt breite Klappen hat. Ich habe die hier im Poppelsdorfer Garten 1875 entstandenen Mittelformen zwischen *H. d. nutans* und *H. tetr. pallidum*, sowie zwischen *H. d. erectum* und *H. hex. parallelum* von Anfang an als Wintergersten kultiviert. Die

¹⁾ Vgl. ds. Ztschr. 24, 1920 S. 211—278; besonders Kap. VI.

²⁾ Auch meine diesjährigen Aussaaten zeigen die Anomalie in hohem Maße — ob es bis zu völliger Konstanz gekommen ist, ließ sich noch nicht feststellen.

breiten Klappen traten erst nach mehrmaliger Aussaat¹⁾ auf. Bei weiteren Versuchen zeigt sich jetzt ein auffallender Unterschied je nach der verschiedenen Zeit der Aussaat. Im Herbst gesät kehren breite Klappen in sehr geringer Zahl wieder, im Februar gesät viele; spät gesät werden alle Seitenteilkuppen der Seitenährchen breit, aber dabei auch die Ähren sehr kümmerlich und unschön.“

Meine Beobachtungen bestätigen diese Angaben nicht. Ich habe in jedem Jahr von jeder Generation die drei Aussaaten (Herbst, Februar, April) nebeneinander gemacht. Der Prozentsatz der abnorm veränderten Pflanzen war in allen dreien gleich, schwankend von 2—100% — letzteres nur einmal, wo bei einer (durch Auswinterung sehr) kleinen Familie von fünf Individuen alle fünf *heterolepis*-Ährchen, eine zudem verzweigte Ähren hatte (S. 18, 107). Für die drei F₂-Aussaaten erhielt ich (Tab. I) für die Wintersaat 7,13% , für die Februarsaat 6,26% und für die Sommersaat 7,02% (vergl. auch Tab. II): also stets die gleiche Größenordnung.

Körnicker glaubt bei den Wintergersten überhaupt eine größere Neigung zum Variieren — gemeint ist wohl in unserer Terminologie zur Modifikation — zu sehen und zwar speziell bei den Übergangsformen zwischen zwei-, vier- und sechszeiligen Typen (1882, S. 123). Auch diese Angaben kann ich nach meinen Versuchen nicht als allgemeingültig anerkennen; die Anomalien trafen ebenso häufig rein Zweizeilige und rein Vierzeilige wie die Zwischenformen. Da aber die genannten Typen entweder Heterozygoten oder Kreuzungsnova aus Kreuzungen von zwei- und vierzeiligen Gersten sind, so wäre damit als die letzte auslösende Ursache die Bastardierung anzusehen. Und damit nähert sich die Körnickersche Angabe meiner Auffassung. In der Tat bringt die Kreuzung die stärkere Variabilität zustande — aber nicht in dem Sinne, daß sie die Modifikabilität als solche steigert, sondern in dem ganz bestimmten Sinne, daß zwei Gene die weder nebeneinander bestehen (Dominanz), noch zu gemeinsamer Wirkung sich vereinen können (intermediäre Ausbildung) im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der ganzen Pflanze als Individuum sowohl als auch ihrer einzelnen Organe, um die Herrschaft kämpfen. De Vries hat diesen Gedanken sehr klar herausgearbeitet, wenn er die Mittlrasen als konstante Rassen mit vikariierenden Eigenschaften bezeichnet, die ihrem innern Wesen nach konstant sind, möge auch ihre äußere Erscheinung höchst variabel und inkonstant sein; — er möchte sie daher vielleicht besser als dimorph

¹⁾ Siehe oben.

bezeichnen. Nur sind die beiden vikariierenden Eigenschaften nicht ebenbürtig, sondern stehen zueinander im Verhältnis des Normalen zum Abnormen. Der Kampf, der sich abspielt, findet seine Analogie in dem der beiden geschlechtsbestimmenden Enzyme in den Goldschmidtschen Intersexualitätsversuchen und wir finden in den dort entwickelten Vorstellungen auch eine Erklärung für eine gewisse Periodizität, der die Erscheinung, wie so viele pflanzliche Anomalien, unterliegt. Es zeigt sich nämlich die auffallende Tatsache, daß die Verbreiterung der Seitenähren und die Verzweigung der Ähre, die, wie im experimentellen Teil erwähnt, nur einen Teil der Ähren betrifft, im allgemeinen sich entweder an den ersten, frühest (und best-)entwickelten Ähren findet, oder aber an den letzten, die erst während des Reifens der übrigen Pflanze schossen. Nun ist gewiß im ersten Entwicklungsstadium sowie gegen Ende der Vegetationsperiode der Verlauf der ernährungsphysiologischen Prozesse ein anderer als auf der Höhe des individuellen Lebens. Da wir nun bei der Anlage jeder Ähre eine sensible Periode voraussetzen können, so ist es verständlich, daß diese bei den ersten und letzten Ähren auf Differenzen in der Entwicklungsgeschwindigkeit und damit der Wirkung der antagonistischen Merkmale in der Weise reagiert, daß sie dem Abnormität-„Bestimmer“, wenn ich mich so ausdrücken darf, den Vorrang einräumt; so überholt er den Normaltypus-Bestimmer, der somit in seiner Wirkung auf den Phänotypus verdeckt wird. Die Erscheinung läßt sich also in allen Einzelheiten ihres Verhaltens durch die Annahme erklären, daß bei der Kreuzung zwei nicht aufeinander abgestimmte Gene zusammengetroffen sind und auf diese Weise eine Mittelrasse entstand.

Es bleibt noch zu erklären, wie bei dieser Vorstellung des Ursprungs der Anomalie die normale Ausbildung von F_1 und der sehr geringe Prozentsatz in F_2 , wie überhaupt ihre Rezessivität sich erklären läßt. Das ist doch nur so zu verstehen, daß die heterogenen in F_1 zusammengebrachten Faktoren, sagen wir A und B, durch einen dritten Faktor C, den einer der beiden Eltern mitbringt und den wir als Schutzstoff bezeichnen, in ihrer Wirkung gehemmt werden: wird aber in F_2 C abgespalten, so entstehen unter 64 Individuen 36, die die Faktoren A und B (wenigstens beide 1 mal) enthalten; von diesen besitzen $\frac{3}{4} = 27$ den Schutzfaktor C; $\frac{1}{4} = 9$ besitzen ihn nicht. Es treten nun bei diesen 9 unter $64 = 14,1\%$ Individuen in F_2 die beiden Antagonisten in den Kampf ein und von ihrer Reaktionsgeschwindigkeit wird es abhängen, ob phänotypisch das eine oder das andere Bild

realisiert wird. Ich bin mir wohl bewußt, damit nur eine Spekulation auszusprechen: sie soll eine Arbeitshypothese sein. Um diese zu verifizieren gilt es zunächst die Konstanzfrage zahlengemäß zu untersuchen. Da es sich um Kreuzungen von Sommer- und Wintergersten handelt, ist für Untersuchung der morphologischen Merkmale nach dem oben (S. 107) Gesagten die Aussaat im Februar auszuführen. Sodann ist festzustellen, welche Gene durch ihr Zusammenwirken die grundlegende Kombination, bezw. durch ihren Ausfall die Beseitigung der Hemmung herbeiführen; das muß auf dem Gebiet der Koppelungserscheinungen geschehen.

Unerklärt ist der S. 121 erwähnte Ursprung von *H. d. Rehmii*, aufgetreten in fränkischer Landgerste. Es ist mir leider nicht gelungen, heute über dieses rätselhafte Auftreten näheres zu erfahren, noch über den weiteren Verbleib des interessanten Materials. In Poppelsdorf ist die Varietät nicht mehr weitergeführt. Ob wir es hier mit einer Mutation zu tun haben, muß deshalb dahingestellt bleiben.

Endlich sahen wir *macrolepis*-Typen aus Kreuzungen normalklappiger Gerste hervorgehen, d. h. an den Mittelährchen, und zwar symmetrisch veränderte Formen. Damit wird die Vermutung ins Bereich der Möglichkeit gerückt, daß auch die natürlichen *macrolepis*-Formen in ihrer Heimat Abessinien auf eine Kreuzung verschiedenzeiliger, normalklappiger Formen zurückzuführen sind. Daß die natürlichen *macrolepis*-Formen zur *deficiens*-Gruppe gehören, steht mit dieser Annahme in Einklang — denn die normalklappigen *deficiens*-Formen gehören demselben geographischen Bezirk an. Es wäre daher angebracht, eine möglichst große Anzahl von Kreuzungen der abessinischen *deficiens*-Formen mit ihren vier- und sechszeiligen Heimatgenossen eventuell besonders solcher mit abweichendem Entwicklungsrhythmus, bei denen eine physiologisch abweichende Veranlagung anzunehmen ist, auszuführen und zur Aufspaltung zu bringen.

Voraussetzung für diese Synthese von *macrolepis*-Formen wäre, daß hier bei dem Zusammentreffen der beiden nicht aufeinander abgestimmten Gene der Umschlagspunkt, d. h. der Schnittpunkt der beiden Geschwindigkeitskurven vor die in bezug auf die Ährenanlage sensible Periode fällt, so daß in jenem Falle nur noch die Anomalie realisiert wird.

Mit dieser Vorstellung über das Zustandekommen der breitklappigen Gersten fällt meine Annahme zusammen mit der von v. Uebisch für die Entstehung der Kapuzengersten gemachten¹⁾.

¹⁾ Ds. Ztschr. XXV, 1921, S. 198 ff.

Nach v. Ubisch entstehen die Kapuzengersten durch Zusammen treffen zweier nicht zueinander passender Faktoren für Grannenlänge. Der eine derselben ist ein Faktor A für kurze Grannen; bei Zusammen treffen mit einem zweiten Faktor für kurze Grannen J, entstehen lange Grannen. Nun gibt es nach v. Ubisch noch einen dritten Faktor für kurze Grannen K; dieser ist mit J zusammen wirkungslos (KJ = kurze Granne), und gibt mit A zusammen nicht lange Granne, sondern bewirkt eine Anomalie, die Ausbildung einer Kapuze. Durch Kreuzung kurzgranniger Formen von bekannter Erbformel konnten synthetisch Kapuzen gewonnen werden und die Aufspaltungszahlen bestätigen die Annahme über die Wirkungsweise der drei Faktoren. Es scheint mir aber, daß einige Tatsachen gegen die phylogenetischen Schlußfolgerungen sprechen, die hieran geknüpft sind.

Auf S. 209 gibt die Verf. zwei Stammbäume, von denen sie den ersten für den wahrscheinlicheren hält. Danach wäre die erste langgrannige Form als ein Kreuzungsnovum bei der Kreuzung solcher kurzgranniger Gersten entstanden, wie sie nur die Erbformeln östlicher, speziell japanischer Gersten aufweisen. Als dieses Kreuzungsnovum gilt der Verf. *Hordeum spontaneum* (siehe Stammbaum), das als mutmaßliche Stammpflanze unserer durchweg langgrannigen westlichen Formen die Faktoren A und J mitbringt.

Die zweite Annahme ist nun die, daß die langgrannigen AJ-Formen des Westens in ihrem Grenzgebiet Nepal und Bengal mit kurzgrannigen von der Form K zusammengestoßen seien und aus dieser Kreuzung die Kapuze AK entstanden sei. Nun aber sind natürlich vorkommende kurzgrannige Gersten mit dem Faktor K uns nicht bekannt; diejenigen mit denen die obigen Kreuzungen zur Synthese der Kapuze ausgeführt sind, sind Kreuzungsderivate aus Kreuzungen mit den natürlichen Kapuzengersten selbst; es wäre deshalb möglich, daß der durch Dissoziation im Sinne Tschermacks latent gewordene Faktor K bei bestimmten Kombinationen wieder manifest wird.

Nach den obigen Vorstellungen ist v. Ubisch genötigt, die japanischen Gersten einmal in die Ascendenz von *Hordeum spontaneum* (Stammbaum I und II) zu setzen, während sie vermutlich wohl, wie es am Schluß der Arbeit (S. 210) dann auf Grund der Brüchigkeitsfaktoren geschieht, in seine Descendenz zu stellen sind. Auch gegen die weiteren descendenztheoretischen Deduktionen scheinen mir einige Tatsachen zu sprechen. Was die beiden Entwicklungsreihen der nichtbrüchigen Gersten, von *Hordeum spontaneum* ausgehend, betrifft, so hat die Verf. selbst

gezeigt¹⁾, daß ein Teil der Nepalgersten sich dem westlichen Zweig anschließt. Endlich wissen wir heute²⁾, daß Brüchigkeit nicht nur bei Kreuzung von „westlichen“ und „östlichen“ Formen als Kombinations-eigenschaft entsteht, sondern daß auch unsere westlichen, mitteleuropäischen Kulturgersten miteinander gekreuzt der Wildgerste gleichstark brüchige Formen abspalten können; es müssen also unter ihnen die einander ergänzenden Faktoren beide — sofern es nicht noch mehr sind³⁾ — vertreten sein.

Ob die Richtung der Entwicklung der japanischen kurzgrannigen Gersten von oder zu *Hordeum spontaneum* verläuft, darüber spricht sich v. Ubisch selbst nicht bindend aus (S. 209). Es schlägt hier hinein ja noch ein anderes, noch ungelöstes Problem der Gerstenphylogenie, die Frage nach der Entwicklung der Zwei- und Mehrzeiligkeit. Die uns bekannten kurzgrannigen Formen sind sechszeilig, während die langgrannigen sowohl zwei- als mehrzeilig vorkommen. Ob aber unsere mehrzeiligen Gersten an das zweizeilige *Hordeum spontaneum* anzuschließen sind oder vielmehr eine Parallelreihe mit unbekannter Stammform darstellen, ist z. Zt. noch nicht zu entscheiden. Da wäre es ja wohl denkbar, daß die hypothetische sechszeilige Form auch kurzgrannig gewesen ist.

Kombinationswirkungen, bei denen das Zusammentreffen zweier Faktoren eine „durch nichts an die Stammform erinnernde Mißbildung“ liefern, sind auch sonst bekannt; ich erinnere nur an den Walnußkamm der Hühner (= Erbsenkamm \times Rosenkamm). Man muß sich nur stets darüber klar bleiben, daß der Begriff der „Mißbildung“ anthropomorph ist. Mit dem Moment, wo eine solche konstant geworden ist und somit zu einer neuen Rasse geführt hat, wird sie uns vertraut und verliert damit für unser Empfinden den Begriff des „Mißbildeten“. So ist es beispielsweise mit der breiten Klappe der natürlichen *macrolepis*-Formen; ihr regelmäßiges, symmetrisches Aussehen läßt den Begriff der Mißbildung verschwinden — ebenso wie bei *Triticum polonicum*, wie bei den Pelorien und anderen konstanten Formen. Die heterozygoten Kombinationen der Faktoren A und K liefern klare Intermediärformen, so daß die reinen Spaltungszahlen sich jederzeit nachweisen lassen; man

¹⁾ v. Ubisch, ds. Ztschr. XVII, S. 149 und 152; siehe auch meine Publikation Bd. XXVI, 1921, S. 132.

²⁾ a) v. Ubisch, ds. Ztschr. XIV, 1915, S. 226 und 227 und die dort zitierte ältere Literatur b) Schieman a. a. O., S. 114.

³⁾ Schieman a. a. O., S. 133.

erhält daher nicht eigentlich den Eindruck eines nicht Zusammenpassens der beiden Faktoren. Anders bei den nicht aufeinander abgestimmten Faktoren, die die *heterolepis*- und *macrolepis*-Formen in unsern Versuchen hervorbringen; hier macht sich ein Streit zweier antagonistischer Merkmale (um de Vries's Worte nochmals zu wiederholen) eben in der sehr starken Variabilität deutlich geltend.

Die auf Grund meiner bisherigen Beobachtungen und im Zusammenhang mit den alten Nachrichten aus den vormendelschen Bastardierungsversuchen neu aufgetauchten Fragen bedürfen neuer, durch Jahre gehender Experimente; ich übergebe daher schon diese ersten vorläufigen Ergebnisse heute der Öffentlichkeit.

Zusammenfassung.

1. Durch Körnicke und Atterberg sind die breitklappigen Gerstenvarietäten *macrolepis* und *heterolepis* aufgestellt.
2. *Macrolepis* ist eine in Abessinien natürlich vorkommende Varietät; *heterolepis* (und auch *macrolepis*) ist eine infolge von Kreuzungen aufgetretene inkonstante Form.
3. Die *heterolepis*- (und vereinzelt auch *macrolepis*-) Typen treten auf nach Kreuzungen
 - a) von normalklappigen Gersten mit *macrolepis*-Formen,
 - b) von zwei normalklappigen Formen miteinander.
4. Bekannt sind zu 3 b zurzeit drei Kreuzungen:
 - I. Voss: vierzeilige Nacktgerste \times zweizeilige schwarze nickende Gerste,
 - II. Körnicke: zweizeilige dichte (*erectum*) Sommergerste \times vierzeilige Wintergerste,
 - III. Schieman: zweizeilige dichte (*erectum*) Sommergerste \times vierzeilige Wintergerste. H. 62 Fruwirths frühe Goldthorpe \times H. 77 Friedrichswerther vierzeilige Wintergerste.
5. Die Erscheinung ist in meiner Kreuzung begleitet von einer mutationsartig auftretenden Mißbildung: Verdoppelung der Blüten im Ährchen und Verzweigung der Ähre.
6. Es wird vermutet, daß die Anomalie zustande kommt beim Zusammenreffen zweier heterogener Faktoren, die in F_1 noch durch einen Schutzstoff gehemmt, in F_2 bei Abspaltung desselben in antagonistische Wirkung geraten.

7. Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß auch die natürlichen *macrolepis*-Formen, die zur *deficiens*-Gruppe gehören, einen ähnlichen Ursprung haben (hier Kreuzung von *distichum deficiens* mit einer mehrzeiligen Gerste).

Potsdam, Institut für Vererbungsforschung.

Figurenerklärung zu Tafel 5.

- V = Vorspelze (*palea superior*),
 D = Deckspelze (*palea inferior*),
 i. H. = innere Hüllspelze } (*glumae*).
 ä. H. = äußerere „ }

Fig. 1. Seitenährchen von H. 62 Fruwirths frühe Goldthorpe, von außen.

Fig. 2. Dasselbe von innen.

Fig. 3—6. *heterolepis*-Formen.

Fig. 3. Seitenährchen von F₄ (65 × 62) aus S. 19, 70/49; 2zeilig heterozygot, von außen.

Fig. 4. Dasselbe von innen.

Fig. 5. Aus S. 19, 78/10; 2zeilig homozygot; von außen.

Fig. 6. Dasselbe von innen.

Fig. 7. Mittelährchen von H. 62 mit normalen, linealen, behaarten Hüllspelzen.

Fig. 8. Mittelährchen von H. 91 *Hordeum abyssinicum* mit verbreiterten kahlen Hüllspelzen (*macrolepis*-Typus).

Fig. 9—11. Seitenährchen von H. 91 in verschieden starker Reduktion.

Fig. 12. Mittelährchen vom *macrolepis*-Typus von F₄ (65 × 62) aus S. 19, 76/21.

Fig. 13. Seitenährchen derselben Pflanze.

Fig. 14. Dasselbe von innen, stärker vergrößert und auseinander präpariert.

Fig. 15. Luxurierendes Spindelglied vom *heterolepis*-Typus von F₄ (65 × 62) aus S. 19, 70/47.

Die Vererbung gelbgestreifter Blattfarbe bei Hafer.

Von W. Christie, Aas, Norwegen.

(Eingegangen am 21. März 1921.)

Bei einer Hafersorte „Möistad Grenadierhafer“, die ich aus einer Einzelpflanze in 1906 gezüchtet habe, wurde in 1914 eine Pflanze mit kräftig gelbgestreiften Blättern gefunden. Sowohl die Blattflächen als die Blattscheiden zeigten eine Anzahl schmalere oder breitere das Blatt entlang laufende Streifen, ganz wie bei dem im Garten gewöhnlich gebauten Bandgras (*Phalaris arundinacea* f. *picta* L.). Nur waren die Streifen nicht wie bei diesem weiß, sondern gelb. Die Streifen traten auch an den Hüllspelzen auf.

Die Nachkommenschaft dieser gestreiften Pflanze ist später untersucht worden. Die Spaltungsverhältnisse, die erwähnt werden, sind durch Selbstbefruchtung hervorgekommen. Da diese die normale Befruchtungsart bei dem Hafer ist, habe ich während der Blüte keine Isolation benutzt. Kreuzungen zwischen gestreift und grün habe ich gemacht; die Bearbeitung von diesen ist aber noch nicht fertig. Die Kreuzungsergebnisse können darum erst später mitgeteilt werden.

Die in 1914 gefundene gestreifte Pflanze gab in 1915 acht gestreifte und zwei grüne Pflanzen. Von den grünen gab keine keimungsfähige Samen, von den gestreiften nur drei, deren Nachkommenschaften in 1916 waren:

	Anzahl Pflanzen in 1917	
	grün	gestreift
Nr. 1	7	7
Nr. 2	11	8
Nr. 3	6	4
Summa	24	19



Gelbgestreifte Blattfarbe bei Hafer.

Das Material wurde weiter in 1917 gesät und gab dann das in Tabelle 1 angegebene Resultat:

Tabelle 1.

Blattfarbe der Mutterpflanze	Anzahl Pflanz- en in 1917		Blattfarbe der Mutterpflanze	Anzahl Pflanz- en in 1917	
	grün	ge- streift		grün	ge- streift
grün, aus spaltenden Nr.			gestreift, ausspaltenden Nr.		
Nr. 1	41	—	Nr. 7	—	7
" 19	95	—	" 16	—	11
" 20	114	—	" 5	11	12
" 21	44	—	" 6	5	23
" 22	60	—	" 8	4	5
" 2	42	28	" 15	5	25
" 3	16	16	" 17	8	33
" 4	34	3			
" 9	34	9			
" 10	38	4			
" 11	71	2			
" 12	7	28			
" 13	45	19			
" 18	15	3			
Summa für die spaltende Nr.	302	112	Summa für die spaltende Nr.	33	98

Von den in 1916 grünen Pflanzen zeigten sich also fünf konstant, während neun in grün und gestreift spalteten. Die Zahlenverhältnisse sind für die einzelne Nummer sehr wechselnd. Bei einigen wie Nr. 10 und 11 sind die grünen sehr zahlreich, andere haben ungefähr ebenso viele grüne wie gestreifte und bei Nr. 12 sind sogar die gestreiften in bedeutendem Übergewicht. Obwohl die spaltenden Nummern zusammen 302 grüne : 112 gestreifte geben, kann dies darum kaum als ein Ausdruck für eine monohybride Spaltung gedeutet werden.

Von den in 1916 gestreiften gaben zwei Nummern (mit kleinen Pflanzenzahlen) in 1917 nur gestreifte Nachkommen. Von den übrigen zeigen Nr. 5 und Nr. 8 ungefähr ebenso viele grüne wie gestreifte, Nr. 6, 15 und 17 nur wenige grüne und viele gestreifte. Auch hier sind also die Zahlen wechselnd und der Summe 33 grün : 98 gestreift (oder wenn die zwei nichtspaltenden Nummern mitgerechnet werden 33 : 116) darf wahrscheinlich nur ein bedingter Wert beigemessen werden.

In 1918 war das Material nicht gesät, in 1919 wurden die Resultate wie in Tabelle 2 (S. 138) angegeben, oder zusammengezogen:

Blattfarbe der Mutterpflanze	Anzahl Pflanzen in 1919	
	grün	gestreift
grün, aus nichtspaltenden Nr. (18 Nr.)	194	—
„ „ spaltenden „ (15 „)	124	—
„ „ „ „ (3 „)	9	3
gestreift, aus nichtspaltenden Nr. (2 Nr.)	8	—
„ „ spaltenden Nr. (10 Nr.)	25	19

Das Material wurde dieses Jahr von Insektenangriffen in Verbindung mit Dürre stark beschädigt. Die Pflanzenzahlen sind darum für die meisten Nummern sehr klein, wodurch es schwerer zu beurteilen wird, ob eine Nummer als spaltend oder nichtspaltend aufgefaßt werden soll, dies umsomehr, als die gestreiften Pflanzen gewöhnlich bedeutend minder lebenskräftig sind als die grünen. Wenn dieses Jahr nur drei Nummern nach grünen Mutterpflanzen Spaltung gezeigt haben, liegt die Möglichkeit vor, das dies zum Teil darauf beruht, daß besonders die gestreiften Pflanzen auf einer frühzeitigen Entwicklungsstufe getötet worden sind, weshalb ich sie nicht nachweisen kann. Es ist ebenso wahrscheinlich, daß es auf derselben Ursache beruht, wenn Nr. 23 und 24 (nach gestreift) nur grüne gegeben haben. Mit einer Pflanzenzahl mäßiger Größe hat gestreift nimmer nur grüne Nachkommenschaft gegeben.

Wegen dieser Unsicherheit bei dem Material habe ich es für richtig angesehen alles nach gestreift, aus spaltender Nummer (letzte Gruppe in Tabelle 2) zusammenschlagen, unerachtet daß die einzelnen Nummer in 1919 Spaltung gezeigt haben oder nicht. Die Summe dieser Gruppe wird 25 grün : 19 gestreift, also verhältnismäßig mehrere grüne als in 1917.

Endlich ist das Material in 1920 gesät. Die Resultate von diesem Jahre sind in etwas zusammengedrungenen Formen in Tabelle 3 (S. 139) angegeben. Das verwendete Saatgut war zum Teil nicht vollständig reif, die Pflanzenzahlen sind darum auch dieses Jahr für mehrere Nummern niedrig.

Sämtliche 66 Nummern nach grün aus nichtspaltenden Nummern haben nur grün gegeben im ganzen 1694 Pflanzen. Nach grün aus

Tabelle 2.

Blattfarbe der Mutterpflanze	Anzahl Pflanz- en in 1919		Blattfarbe der Mutterpflanze	Anzahl Pflanz- en in 1919	
	grün	ge- streift		grün	ge- streift
grün, aus nichtspaltenden Nr.			grün, aus spaltenden Nr.		
Nr. 1	2	—	Nr. 29	16	—
" 2	1	—	" 30	10	—
" 4	2	—	" 31	9	—
" 42	39	—	" 32	4	—
" 43	3	—	" 37	7	—
" 44	4	—	" 16	4	1
" 45	20	—	" 17	5	1
" 46	3	—	" 20	—	1
" 47	9	—	Summa für die nichtspal- tenden Nr.	124	—
" 48	23	—	Summa für die spaltenden Nr.	9	3
" 49	10	—	gestreift, aus nichtspal- tenden Nr.		
" 50	3	—	Nr. 23	1	—
" 51	17	—	" 24	7	—
" 53	3	—	Summa	8	—
" 54	2	—	gestreift, aus spaltenden Nr.		
" 56	6	—	Nr. 6	—	1
" 57	29	—	" 15	2	—
" 58	18	—	" 18	3	6
Summa	194	—	" 19	14	5
grün, aus spaltenden Nr.			" 21	2	2
Nr. 7	3	—	" 22	1	2
" 8	4	—	" 34	—	1
" 9	13	—	" 36	1	—
" 10	24	—	" 40	—	1
" 12	3	—	" 41	2	1
" 13	4	—	Summa	25	19
" 25	12	—			
" 26	4	—			
" 27	7	—			
" 28	4	—			

spaltender Nummer haben 20 Nummern nur grün gegeben, während drei Nummern gespalten haben in zusammengekommen 12 grün : 15 gestreift. Nach gestreiften Mutterpflanzen, alle aus spaltenden Nummern, haben einzelne keine Spaltung gezeigt. Die Pflanzenzahlen sind aber sehr

Tabelle 3.

Blattfarbe der Mutterpflanze	Anzahl Pflan- zen in 1920		Blattfarbe der Mutterpflanze	Anzahl Pflan- zen in 1920	
	grün	ge- streift		grün	ge- streift
grün, aus nichtspaltenden Nr.			gestreift, aus spaltenden Nr.		
Summa für 66 Nr.	1694	—	Nr. 8	9	11
grün, aus spaltender Nr.			" 104	4	2
Summa für 20 Nr.	68	—	" 71	1	—
Nr. 53	2	2	" 73	—	3
" 148	4	2	" 103	—	2
" 150	6	11			
Summa	12	15	Summa	14	18

klein, weshalb ich sie unter den spaltenden aufgeführt habe. Wenn man dies tut, bekommt man nach gestreift im ganzen 14 grün : 18 gestreift.

Die hier erwähnte Streifung ist immer leicht nachzuweisen gewesen. Der Unterschied zwischen gestreiften und grünen Pflanzen war in allen Jahren deutlich und hat sich gewöhnlich schon an den 2—3 ersten Blättern der Pflanze gezeigt. Die gestreiften Pflanzen sind, wie früher genannt, durchgängig bedeutend weniger lebenskräftig als die grüne, wohl eine direkte Folge ihrer teilweisen Chlorophyllfreiheit. Sie wachsen langsamer, reifen später und werden stärker von Insektenangriffen (z. B. von *Oscinis frit*) beschädigt. Die Körner haben gewöhnlich ein schlechteres Keimungsvermögen gezeigt, was man wahrscheinlich als eine Folge der eben erwähnten Verhältnisse erklären kann. Es liegt jedenfalls nichts vor, was mit Sicherheit darauf deutet, daß lethale Faktoren sich geltend gemacht haben. Ganz chlorophyllfreie Pflanzen sind in diesem Material nicht nachgewiesen.

Die gestreifte Blattfarbe bei Hafer hat also gewöhnlich Spaltung in grün und gestreift gegeben. Ausnahmen sind nur Nr. 7 und 16 in 1917, die nur gestreift gegeben haben, samt Nr. 24 in 1919, die nur grün gab, außer einigen Nummern mit so kleinen Pflanzenzahlen, daß es ganz unentschieden ist, ob sie Spaltung gezeigt haben oder nicht.

Vielleicht gilt dasselbe auch für die genannten drei Nummern (mit Individuenanzahl beziehungsweise 7, 11 und 7). Selbst wenn diese als nichtspaltend gerechnet werden, wird es zweifellos die Regel, daß gestreift Spaltung in grün und gestreift gegeben hat. Die Spaltungszahlen sind unregelmäßig und scheinen keinem bestimmten Spaltungsverhältnis zu entsprechen. Gewöhnlich sind doch die gestreiften zahlreicher als die grünen.

Diese ausgespaltenen grünen sind teils konstant, teils weiter spaltend in grün und gestreift. Alle Nummern, die ein Jahr nichtspaltend grün gewesen sind, haben sich auch das folgende Jahr auf dieselbe Weise verhalten (s. Tabelle 2 und 3). Grüne aus spaltenden Nummern sind teils konstant, teils weiter spaltend. In 1917 waren 5 von 14 konstant, in 1919. 15 von 18, in 1920 20 von 23. Das Verhältnis zwischen der Anzahl von konstanten und spaltenden ist also wechselnd, ganz wie die Spaltungszahlen für die einzelne Nummer.

Gestreift spaltet demnach grün aus und diese grüne wieder gestreifte. Dies in Verbindung mit den wechselnden Spaltungsverhältnissen scheint darauf zu deuten, daß man hier eine nichtmendelnde Vererbung hat, entsprechend was Baur, Correns, Ikeno und Miles früher für andere Pflanzenarten gefunden haben. Es darf doch erwähnt werden, daß Altenburg und Muller vor kurzem „truncate wings“ bei *Drosophila* analysiert haben, ein Charakter, der wesentliche Gleichheitspunkte mit der Streifung bei Hafer zeigt. Normale Flügel sind über „truncate“ unvollständig dominierend, F_1 hat immer einen kleinen Prozent „truncates“ und F_2 hat sehr variierende Zahlenverhältnisse. „Truncates“ können aber nicht bei Reinzucht konstant gemacht werden. Einige normale werden immer ausgespalten und unter gewissen Verhältnissen kann „truncate“ bei Kreuzungen als dominierend auftreten. Dennoch meinen Altenburg und Muller die Vererbung als mendelnd erklären zu können.

Vielleicht gilt dies auch für den hier erwähnten Chlorophyllcharakter bei Hafer. Kreuzungen von gewöhnlich grünblättrigen Pflanzen \times grünen und gestreiften aus diesem Material, beide sowohl als $\frac{1}{2}$ wie auch als $\frac{1}{4}$ verwendet, sind vorgenommen. Es ist zu hoffen, daß die Resultate dieser Kreuzungen Auskunft hierüber geben werden. Wenn sie vorliegen, sollen sie mitgeteilt werden.

Aas, Norwegen, März 1921.

Literatur.

- Altenburg, E. und Muller, H. J., The genetic basis of truncate wings. *Genetics*. V. 1920. S. 1.
- Baur, E., Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* IV. 1910—11. S. 81.
- Correns, C., Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* I. 1908—09. S. 291.
- Ikeno, C., Variegation in *Plantago*. *Genetics*. II. 1917. S. 390.
- Miles, F. C., A genetic and cytological study of certain types of albinism in maize. *Journ. of genetics*. IV. 1914—1915. S. 193.

Sammelreferat.

Some Recent Work on *Avena*.

By M. S. Pease (Cambridge).

Several papers have lately been published, particularly in America, relating to the breeding of oats. Many of the experiments described have been concerned with variety trials, the sorting out of pure lines, the results of selection, or the effects of biometrical treatment. But in the following résumé it is proposed to consider only the relatively few researches dealing with oats from the Mendelian standpoint. These papers are given in the bibliography, which, it should be noted, has been strictly confined to works that are at once recent and relevant.

Colour.

The grain of oats is black, grey, red, yellow, or white: experiments agree that there are four colour factors concerned: Black, which is epistatic to Grey, which in turn is epistatic to Yellow, which is dominant to white (4)¹. The Red factor acts as a dominant to Yellow (2), but it is not clear how it fits into the Black-Grey series. Besides these, there are recorded two other colour factors, for which the evidence is less convincing. Caporn gives the case for a second independent Black factor (1) and Fraser records a case of two independent yellow factors (2).

Awns.

Oats show every degree of awning, from the one extreme, in which both florets are strongly awned, to the other, in which neither floret shows any trace of an awn. The cross recorded by Love and Fraser is one between a variety which is weakly awned and one which is completely awnless. The F_1 was awnless and the F_2 gave the complete range from one parental type to the other. An F_3 analysis showed this to be an overlapping 1:2:1 segregation, and further that the degree of awning of the individual F_2 hetero-

¹) The numbers in brackets refer to the Bibliography.

zygote plants had no influence on the degree of awning of their respective F_3 descendants. Of the F_2 awnless plants, only eleven were grown on; and of these, 5 bred true and 6 scattered like the partially awned F_2 plants. There are, therefore, plants which are awnless and yet behave genetically as if they were partially awned, that is, plants in which awnlessness is perfectly dominant (5).

Surface and Zinn find that the strongly awned condition is dominant to the weakly awned condition, and they seem to get a clear 3:1 segregation (10).

All are agreed that the degree of awning is affected by changes in the environment, but there is no consensus of opinion as to the specific effect of any particular external condition. An exact study of the physiological factors which cause the degree of awning to vary is clearly called for.

An interesting feature is that the factor for yellow colour acts as an inhibitor for awns. In crosses involving the two characters, no plant has been found which is at once yellow and awned (7) and (11). Furthermore, in cases where the yellow colour is masked by the epistatic Black factor, the inhibiting character of the yellow factor is nevertheless able to function, and prevent the awns appearing in the black plants which carry the hypostatic yellow factor (7). In the case of Fraser's second yellow factor, it is claimed that this differs from the usual yellow factor in that it has not the power to inhibit the production of awns (2).

Pubescence.

In the wild oat, the backs of both the grains are pubescent, whereas in the cultivated types they are smooth. Surface distinguishes between the pubescence on the upper grain and that on the lower and his experiments seem to show that each is controlled by a specific factor, of which one is dominant and the other recessive; so that in the F_1 between *fatua* (pubescent) and *sativa* (smooth), the lower grains are pubescent and the upper ones quite smooth. These factors, although not linked (in Morgan's sense) are connected with each other to the extent that in the absence of the factor for pubescence on the back of the lower grain, the factor for pubescence on the upper grain is unable to produce hairs (9).

These factors, though segregating independently of one another, yet are linked to other factors. There is evidence that there is slight linkage between the factor for pubescence on the upper grain and the factor which controls the *fatua* type of base: also the factor for pubescence on the lower grain seems to be linked to the factor for black colour. In both cases, however, the numbers concerned are not sufficiently large to give at all a precise measure of the degree of linkage (9).

In another paper on a cross between *nuda* and *sativa*, Surface and Zinn have made a study of the pubescence at the sides of the base of the grain. This character they report to be controlled by two independent factors, since they get a clear 15:1 ratio. They also find that in this pubescence two lengths of hair are involved, the long hairs being dominant to short, and independent of other characters (10).

Base.

The base of the wild oat (*A. fatua*) is expanded into a sucker-like ring and is covered, both laterally and dorsally, with a thick growth of rather stiff short hairs. The base of the cultivated oat (*A. sativa*) shows a small notched articulation, quite different from that of the wild type, and pubescence is entirely absent from the base of the upper grain. The lower grain may in rare cases show several slight hairs, but in the ordinary cultivated oat it is absent.

In crosses between the two types, the heterozygote is intermediate in the lower grain, while in the upper grain the cultivated base is completely dominant. In F_2 , the bases on the lower grain segregate in a 1:2:1 ratio and in the upper grain on a 3:1 ratio.

Although the wild base segregates independently of colour, this is not so in the case of many other characters. There are no less than seven other characters which seem always to be associated with wild base. According to Surface these are (1) heavy awn on the lower grain, (2) awns on the upper grain, (3) wild base on the upper grain, (4) pubescence on the pedicel on the lower grain, and (5) on the upper grain, (6) pubescence on all sides of the lower grain, and (7) pubescence on the base of the upper grain. No data have so far been published to show that separation ever occurs in any crossing experiments involving the wild base. However, there is some indirect evidence that separation has occurred in cultivation and Surface mentions unpublished data which make him lean towards the hypothesis of close linkage rather than towards that of a single gene controlling the whole association (9). In this connection it should be mentioned that both in Wheat and in Barley such associations of characters have been found, and in barley, at any rate, there is evidence that dissociation takes place when sufficiently large numbers of plants are recorded. [Unpublished data of Engledow.]

Spikelets.

The cross between *A. nuda* and *A. sativa* offers the attractive possibility of combining the multiflorous spikelet of *nuda* with the large hulled grain of *sativa*. This prize has so far eluded the scientist: but, from time to time, seed firms have put on the market new varieties, for which they have claimed should be devided claimed increased yield on the ground that they are

from *nuda* crosses and consequently set 4 or 5 grains per spikelet. Of course, too much weight must not be given to ex parte statements of seed catalogues: at least in the case of two new such varieties, recently much advertised, it is doubtful if they set 4 or 5 grains at all regularly, and in any case, the extra grains are too small to be of commercial value.

Both Caporn and Surface found that the F_1 from *nuda* \times *sativa* give plants on which the panicles contain both tight and loose grains, and in which the paleae show every degree of interfascicular sclerosis. The F_2 showed a bewildering mixture of plants from one parental form to the other. However the plants in which all the grains were tight seemed to bear a good 3:1 ratio to the remaining mixed types, and an F_3 generation confirmed this view (1) and (10). As regards the various intermediate forms, Caporn tentatively put forward a 3 factor hypothesis: namely X, a factor which makes all the paleae on the plant tight; Y, a factor which renders some of the paleae on the plant tight; and Z, a factor which renders some of the paleae on the plant sclerotised, but never wholly tight (1).

The most interesting fact which emerges from the *nuda* \times *sativa* crosses is that the multiflorous condition of the spikelet only appears in so far as the grains are naked. The spikelet containing many grains of the *sativa* type does not appear—the many flowered spikelet seems to be a function of the membranous paleae. In *nuda* forms the spikelet with 6–10 flowers is found throughout the panicle. As soon as tight grains appear the multiflority is partially suppressed, and when completely tight spikelets extracted in F_2 are considered, the maximum number of florets is four and that only rarely, nor does this character reappear with any regularity in subsequent generations (1).

Resistance to Rust.

There are only two records of experiments on the inheritance of resistance to rust, *Puccinia graminis avenae*, and both of these are mere preliminary notes. One author finds resistance to be dominant, and the other finds it to be recessive: one claims that the segregation is sharp and the other that it is a case of continuous grading. Neither grew the material to an F_3 stage and one author omitted to record the F_1 and states that his resistant parent was not pure for resistance (3) and (8). Evidently there is here a field of research for workers more concerned with accurate data than preliminary publication.

It seems clear, then, that a good start has been made with recording the genetics of the ordinary morphological characters of *Avena*. Except in the case of the *nuda* crosses, the economic side of oats has hardly been taken in hand by the scientist. Resistance to disease, quality of grain, and, above all the extremely complex problem of yield, still wait for elucidation at the hands of the scientific breeder.

Bibliography.

1. Caporn, A., St. Clair. *Journal of Genetics*, Vol. 7, S. 229—246, 1918.
2. Fraser, A., Cornell University Agricultural Experiment Station Mem., 23, 1919.
3. Garber, *Journal of the American Society of Agronomy*, Vol. 13, No. 1, January 1921.
4. Love, H. H. and Craig, W. F., *American Naturalist*, 1918, S. 369—383.
5. — and Fraser, A. C., *American Naturalist*, 1917, S. 481—493.
6. — and Mc Rostie, G. P., *American Naturalist*, 1919, S. 5—32.
7. Nilson-Ehle, H., *Baur's Zeitschrift*, 1914, S. 14—35.
8. Parker, J. H., *Journal of American Society of Agronomy*, Vol. 12, No. 1, January 1920.
9. Surface, F. M., *Genetics* I, 1916, S. 252—286.
10. — and Zinn, J., *Journal of Agricultural Research*, Vol. 10, 1917, S. 293—312.
11. Tschermack, E. v., *Zeit. f. Pflanzen-Züchtung*, 1918, S. 207—209.

Referate.

- East, The Phenomenon of Self-Sterility. The American Naturalist 49, 1915. S. 76—87.
- East and Park, Studies on Selfsterility. I. The Behavior of self-sterile Plants. Genetics 2, 1917. S. 505—609.
- II. Pollen-Tube Growth. Ibid. 3, 1918, 353—366.
- East, Intercrosses between self-sterile plants. Brooklyn Botanic Garden Memoirs 1, 1918, 141—153.
- Studies on Selfsterility. III. The Relation between self-fertile and self-sterile Plants. Genetics 4, 1919, 341—345.
- IV. Selective Fertilisation. Ibid. 341—355.
- V. A Family of self-sterile Plants wholly cross-sterile inter se. Ibid. 356—363.

Die Kenntnis der Selbststerilität, also des Verhaltens mancher Pflanzen mit morphologisch guten Samenanlagen und Pollen, bei Selbstbestäubung steril, aber bei Bestäubung mit anderen Individuen derselben Art fertil zu sein, geht, wie East und Park (1917, S. 507) in ihrer eingehenden historischen Einleitung auseinandersetzen, bis auf Kölreuter (1764) und Sprengel (1793) zurück. Seitdem ist Selbststerilität von sehr verschiedenen Autoren bei Pflanzen und von Morgan bei der Ascidie *Ciona intestinalis* festgestellt worden.

Bei eingehenderer Beschäftigung mit selbststerilen Pflanzen, vor allem von Fritz Müller, Darwin und Hildebrand wurde im allgemeinen die Anschauung gewonnen, daß jedes selbststerile Pflanzenindividuum mit allen anderen Individuen seiner Art fertil sei; in Verfolgung dieser Anschauung ist dann Jost (1907) bestrebt, das Wesen der Selbststerilität auf das Vorhandensein von jedem einzelnen Individuum zukommenden eigenen Stoffen, den sogenannten Individualstoffen zurückzuführen.

Nun war aber, wie sich weiterhin aus East und Parks historischen Studien (S. 509) ergibt, schon 1868 durch Munro (Bot. Soc. Edinburgh, 9, 399—402) festgestellt worden, daß keineswegs immer alle Individuen einer selbststerilen Sippe untereinander fertil sind. Dieser Autor fand vielmehr, daß bestimmte Individuen einiger *Passiflora*-Arten mit anderen Individuen derselben Art teils fertil, teils aber auch steril waren. Später (1906) hat dasselbe Verhalten dann, wie East und Park allerdings nicht anführen (vgl. aber Correns Naturwissenschaften 1916, S. 22 d. S.-A.), zunächst de Vries für *Linaria vulgaris* festgestellt; auf breiter Basis wurde dann weiter 1912 von Correns solches Verhalten an *Cardamine pratensis* in seiner für die weiteren Selbststerilitätsuntersuchungen richtunggebenden Arbeit untersucht. Ich habe in dieser Zeitschrift (1919, 21, S. 38ff.) bei Gelegenheit der Dar-

legung meiner eigenen Studien über Selbststerilität an *Veronica syriaca* die Versuchsergebnisse von Correns, seine theoretischen Schlußfolgerungen, wie auch die mannigfachen Einwände, welche ihm gemacht wurden, schon behandelt und verweise an dieser Stelle auf meine damaligen Ausführungen, ohne nochmals näher darauf zurückzukommen: nur möchte ich betonen, daß sich auch East (1915, S. 76) gegen die mendelistischen Erklärungsversuche der Selbststerilität durch Correns aussprach und mehr der Annahme von Individualstoffen zuneigte. Auch auf die Darlegungen von Sirks, die teilweise auf eigenen Untersuchungen an *Verbascum* fußen und die 1919 von mir ebenfalls schon berührt wurden, sei hier nur nochmals hingewiesen.

1913 hatte dann Comptom gezeigt, daß Selbststerilität und Selbstfertilität bei *Reseda* sich nach einfachem monohybriden Mendelschema vererben, was auch bei den von Baur (1911) und Lotsy (1913) ausgeführten Untersuchungen mit selbststerilen und selbstfertilen Sippen von *Antirrhinum majus* der Fall zu sein schien. Über die neueren Untersuchungen von Baur an *Antirrhinum*-Arten nach dieser Richtung vergl. diese Zeitschrift 1919. 21, S. 48. Die Untersuchungen über Selbststerilität an *Cichorium Intybus* von Stout (1916), welche große Schwankungen zwischen Selbststerilität und Selbstfertilität erkennen ließen, erbrachten keine Ergebnisse von größerer Tragweite.

Soviel lag — durchaus in großen Zügen skizziert — an eingehenderen Untersuchungen über selbststerile Pflanzen vor, als East mit seinen verschiedenen Mitarbeitern, vor allem Park, mit seinen Untersuchungen über Selbststerilität bei verschiedenen *Nicotiana*-Arten und Kreuzungen an die Öffentlichkeit trat.

Wenn wir diese Untersuchungen hier betrachten, so wollen wir uns nicht streng an die chronologische Reihenfolge der verschiedenen Publikationen halten, sondern die einzelnen Gesichtspunkte von besonderer Wichtigkeit hier besprechen, wie es für eine kurze referierende Darstellung am vorteilhaftesten erscheint.

Es erhob sich zunächst die wichtige Frage, ob Selbststerilität bei den *Nicotiana*-Arten erblich, oder durch äußere Einflüsse hervorruftbar oder doch beeinflufßbar sei, wie es anfangs vor allem von Darwin angenommen worden war. East konnte feststellen, daß Selbststerilität wie Selbstfertilität bei verschiedenen *Nicotiana*-Arten erbliche Eigenschaften sind, so fand er *Nicotiana Langsdorffii* erblich selbstfertil, während er, allerdings erst nach verschiedenen Irrwegen, *N. alata* und *Forgetiana* und dazu *glutinosa*, *angustifolia* und *commutata* als selbststeril feststellen konnte. Erschwert wurde die Feststellung der Selbststerilität anfangs dadurch, daß die selbststerilen Arten, vor allem *alata*, mehr oder weniger häufig, schwach fertile Kapseln mit stark reduzierter Samenzahl auszubilden vermögen. Durch sorgfältige Untersuchungen (1917, I. S. 530 ff.) wurde aber gezeigt, daß dies nur unter bestimmten Verhältnissen eintritt und daß dieser als „Pseudo-self-fertility“ bezeichnete Zustand besonders an geschwächten Pflanzen bzw. Pflanzenteilen und in erster Linie gegen Ende einer Vegetationsperiode zu beobachten ist. Unter günstigen Vegetationsbedingungen pflegen solche pseudoselbstfertile Pflanzen wieder in den selbststerilen Zustand zurückzukehren. Auch durch längere Selektion lassen sich aus ihnen keine wirklich selbstfertilen Pflanzen erziehen (vgl. S. 535). Wie die Pseudoselbstfertilität dann weiter zu verstehen ist, werden wir noch näher kennen lernen.

In anderer Weise ließen sich Zusammenhänge zwischen äußeren Bedingungen und Selbststerilität nicht feststellen. Jedenfalls aber ist die

Beobachtung von East, ganz abgesehen von ihrer Bedeutung für die weitere Klärung der Fragen, mit denen wir uns noch zu beschäftigen haben werden, insofern von besonderer Wichtigkeit, als hier mit Sicherheit gezeigt werden konnte, daß die Selbststerilität im Ausmaße ihres Auftretens durch äußere Einflüsse überhaupt beeinflussbar ist.

Die nächste Frage von besonderer Bedeutung bezieht sich darauf, was bei Kreuzung selbstfertiler und selbststeriler Arten untereinander geschieht. Da ergab sich (1919, III, S. 341 ff.), daß bei Kreuzung der selbstfertilen Langsdorffii mit den selbststerilen Arten Forgetiana und alata, ganz wie im Falle von Reseda und Antirrhinum, die Selbstfertilität in F_1 dominierte, während in F_2 Selbstfertilität und Selbststerilität nach monohybridem Mendelschema aufsp

Aus den auf diese Weise erhaltenen Samen gingen nur rotblütige Nachkommen hervor, so daß auf eine Förderung der inkompatiblen eigenen Pollen durch die kompatiblen nicht geschlossen werden kann (1919, IV, S. 353/54).

Wie wir gleich näher kennen lernen werden, wurde nun aber von East und seinen Mitarbeitern auch für seine selbststerilen Nicotianen festgestellt, daß die einzelnen Individuen einer solchen Sippe keineswegs alle untereinander fruchtbar sind, sondern daß auch hier, wie in den schon früher bekannt gewordenen Fällen von *Passiflora*, *Linaria*, *Cardamine* usw., zwischen kreuzungsfertilen und kreuzungssterilen Verbindungen zu unterscheiden ist. Zwischen Kreuzungssterilität und Selbststerilität bestehen enge Beziehungen. Auch bei der Kreuzungssterilität wachsen die Pollenschläuche nur

Alle Individuen der Gruppe A zeigten sich untereinander steril, ebenso alle Individuen der Gruppe B, C usw., während die Individuen der Gruppe A mit denjenigen von B, C, D, E, oder diejenigen von B mit den von A, C, D, E sich fertil erwiesen und umgekehrt. Die Anzahl dieser intrasterilen bzw. interfertilen Gruppen ist in den einzelnen Kreuzungen verschieden und die Gruppen selbst sind von sehr wechselnder Größe. In einem Falle (1917, S. 565 und 1919 V) erwiesen sich auch alle aus einer Kreuzung hervorgehenden Individuen als intersteril, so daß hier nur eine große, intrasterile Klasse entstand. Durch Selbstbestäubung der pseudoselbstfertilen Blüten einer solchen Klasse lassen sich solche intrasterile Gruppen dauernd erhalten. Daß es sich aber nicht um eigentliche Sterilität handelt, ergibt sich daraus, daß bei Einkreuzung mit Individuen anderer Gruppen die

of ABC and A'B'C', medium numbers of A'BC, AB'C', ABC' and A'B'C by one crossover or linkage break, and small numbers of AB'C and A'BC' by double crossing over. N. alata behaves in a similar manner. Thus the progeny of this cross will consist of $8^2=64$ intrasterile, interfertile groups of individuals, the groups being of various sizes. Further, since no individuals with constitutions ABC·A'B'C' or A''B''C''·A'''B'''C''' are produced, in the F₁ generation, every F₁ class will be fertile with both of its parents.

Since by hypothesis two plants need differ by but one effective factor in order to be fertile in inter-crosses, it is clear that matings may occur in which certain of these factors are homozygous. To illustrate, it

Johannsen das Evolutionsproblem als eine ganz offene Frage bezeichnen kann. Ein starker Stoß, welcher eine der Hauptstützen der von Darwin geschaffenen Theorie zum Wanken brachte, ging von der experimentellen Erblchkeitslehre aus. Dieser Forschungsrichtung verdanken wir es, wenn wir zwischen der allein von den Eltern auf die Nachkommen überlieferten Erbmasse und den persönlichen Eigenschaften des Individuums — zwischen Genotypus und Phänotypus — unterscheiden lernten. Diese Bezeichnungen, welche in der Erblchkeitslehre allgemein gebräuchlich geworden sind, haben in der praktischen Medizin nur wenig und in der vergleichenden Anatomie und Paläontologie kaum Eingang gefunden. Manche der Differenzen, welche sich zwischen der mehr deduktiv und der mehr induktiv arbeitenden Deszendenzforschung ergeben haben, würden sich vielleicht mit Hilfe dieser Distinktionen beseitigen lassen.

Die Abstammungslehre ist der einzige Versuch einer kausalen Erklärung der belebten Natur; das Grundprinzip ist von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren angenommen, aber über kaum eine der spezielleren Fragen herrscht volle Einmütigkeit der beteiligten Forscher. Eine der Hauptschwierigkeiten des ganzen Problems besteht darin, daß trotz der offensichtlichen Konstanz der Arten dieselbe gelegnet werden muß. In mehreren Kapiteln der vorliegenden, einem der Meister der Entwicklungsgeschichte, Eugen Korschelt in Marburg, gewidmeten Schrift wird untersucht, wie sich die verschiedenen Forscher mit dieser Frage abgefunden haben. Dabei ist vor allem versucht worden, stets zwischen Theorie und gesichertem Besitz zu scheiden und die bisher gemachten Voraussetzungen auf ihre Leistungsfähigkeit hin zu prüfen. Aber nicht nur Einreißen ist die Parole, vielmehr wird auch der Versuch eines Aufbaues gemacht. Im Verlaufe der Auseinandersetzungen wird es offenbar, wie wenig wir im Grunde genommen bisher wissen. Alles ist zurzeit noch im Fluß: jeder Tag kann Entdeckungen bringen, die das Bisherige fast restlos umstürzen.

Als man daran ging, nach den Ursachen der biologischen Vorgänge zu forschen, erkannte man mehr und mehr, daß dieselben sich nicht allein auf innere, sondern auch auf äußere Faktoren gründen. Es gab eine Zeit, wo man geneigt war, dem Leben eine weitgehende Eigengesetzlichkeit zuzusprechen und den Zusammenhang des Individuums mit der umgebenden Welt als einen recht lockeren hinzustellen. Die neue Erkenntnis nahm davon ihren Ausgang, daß man begann, den Einzelfaktoren von Änderungen gegebener biologischer Vorgänge nachzuspüren: dabei zeigte es sich, daß für den „normalen“ Ablauf des Lebensgeschehens die Anwesenheit nicht nur sämtlicher im Inneren des betreffenden Individuums gelegenen Faktoren, sondern auch eine spezifische Konstellation äußerer Faktoren unumgänglich notwendig ist und daß auftretende Variationen des Lebensgeschehens nicht willkürlich erfolgen, sondern sich in gesetzmäßiger Weise aus der Abänderung eines oder mehrerer der beteiligten äußeren oder inneren Faktoren herleiten. Es ist daran festzuhalten, daß wir als Naturforscher, um uns eine nach Möglichkeit vereinfachte Arbeitsmethode zu schaffen, den Lebensprozeß bis zum Beweise des Gegenteils als einen Komplex teils mehr oder weniger selbständig nebeneinander herlaufender, teils ineinander greifender chemisch-physiologischer Vorgänge aufzufassen haben. Stoßen zwei Körper aufeinander und treten miteinander in Wechselbeziehung, so bestimmt wohl allgemein der komplizierter zusammengesetzte im höheren Grade den Verlauf der stattfindenden Reaktionen als der weniger komplizierte. Die Anwesenheit beider ist aber für die Reaktion notwendig, sowohl das Vorhandensein desjenigen,

welcher den Verlauf derselben überwiegend, wie auch desjenigen, welcher den letzteren nicht so weitgehend bestimmt.

Es wird vom Verf. als erstrebenswert bezeichnet, eine schärfere Formulierung des Begriffes der „Faktoren“ (und zwar der „inneren“ wie der „äußeren“) vorzunehmen. Allerdings ist diese Neuordnung nicht als eine besonders eilige Angelegenheit zu betrachten, da jeder an der experimentellen Forschung Beteiligte weiß, was er unter diesen Termini zu verstehen hat. Wärme und Kälte, Salzgehalt usw. werden als äußere Faktoren bezeichnet; es ist von Faktoren des Orts, der Zeit des Beginnes usw. die Rede. Demgegenüber erscheint es dem Verf. angebracht, unter einem Faktor etwas Stoffliches zu verstehen, aber nicht Zustände, in welchen sich Körper befinden, oder Vorgänge, welche sich an ihnen abspielen, oder mechanische Wirkungen und abgegebene Energien oder etwa die in Gestalt der Schwerkraft auftretende mechanische Energie. Bei der vorgeschlagenen Terminologie tritt der Charakter des biologischen Geschehens als einer Kette chemischer Reaktionen deutlicher als sonst hervor.

Die Unterscheidung zwischen inneren und äußeren Faktoren scheint zunächst eine leicht durchzuführende; sowie jedoch irgendein Körper von außen her in einen Organismus eingeführt worden ist und die ersten Reaktionen begonnen haben, ist dieser Körper kein rein äußerer Faktor mehr; er hat sich in etwas Drittes umgewandelt, das aus der Reaktion innere \times äußere Faktoren entstanden ist. Die aufgeworfene Frage ist von Bedeutung, wenn wir den Einfluß des Milieus auf die Gonaden prüfen. Mit Recht bemängelt Semon die Auffassung, es könnten äußere Reize die Keimzellen „direkt“ treffen.

Fassen wir die somatischen Eigenschaften als Manifestationen von Reaktionen auf, so dürfen wir nicht schlechthin danach fragen, wo wir die Träger der Vererbung für diese oder jene Eigenschaften zu suchen haben, sondern sind höchstens berechtigt, zu forschen, welche Teile des Keimes und welche äußeren Faktoren beteiligen sich am Aufbau dieses oder jenes Organs und welchen unter den inneren Faktoren fällt der Hauptanteil an der Determination zu. Es ist dabei von höchstem Interesse, festzustellen, ob dieselben im Plasma, im Kern oder an beiden Orten lokalisiert sind. Angesichts der vorgetragenen Auffassung hat sowohl die präformistische wie die epigenetische Betrachtungsweise ihre Berechtigung. Während der Ontogenese wird alles neu geschaffen, aber (mit Hilfe ganz bestimmter, nicht beliebiger äußerer Faktoren) nur aus einem gegebenen spezifischen Material, ohne dessen bis ins Feinste richtig dosierte Zusammensetzung keine Macht der Welt ein mit den Charakteren einer bestimmten Art ausgestattetes Individuum hervorbringen kann.

Man unterscheidet, je nachdem eine Variation durch eine Änderung der Lebenslage oder des Genotypus bedingt wird, reine Phäno- und Genophänovariationen (Johannsen). Diese ausgezeichneten Distinktionen haben dazu geführt, die Begriffe der milieubedingten und der durch den Genotypus bedingten Eigenschaften aufzustellen. Demgegenüber ist zu betonen, daß es keine Eigenschaften geben kann, die nur durch den Genotypus ohne Lebenslage oder durch die Lebenslage ohne genotypische Basis entstehen. Eine ausgedehnte Diskussion hat sich darüber entsponnen, ob die Variationen zahlenmäßig beschränkt oder unbeschränkt und bestimmt gerichtet oder richtungslos sind. Unter den Begriff der „Richtung“ der Variationen verstehen die einzelnen Autoren offenbar Verschiedenes. Es kann kein Zweifel bestehen, daß die Variationen insofern „bestimmt gerichtet“

sind, als die Zahl der vorhandenen Möglichkeiten eine beschränkte ist. Keinem Züchter ist es bisher gelungen, Variationspotenzen, die nicht vorhanden sind, künstlich hervorzubringen. Doch scheint es angebracht, den Begriff der „bestimmten Richtung“ nicht in diesem Sinne anzuwenden, sondern ihn dem der Orthogenese gleichzusetzen. Neben der Frage, ob die Zahl der Variationsmöglichkeiten eine beschränkte ist, besteht die andere, ob nämlich bei den Variationen, welche zu einer phylogenetischen Weiterentwicklung führen, sich die Reaktionsnorm bald in dieser, bald in jener Hinsicht richtungslos verändert oder ob die entsprechenden Mutationen in bestimmter Richtung aufeinander folgen. Beides läßt sich vorstellen und wird zweifellos auch geschehen. Aber nur Mutationen, welche schrittweise in bestimmter Richtung auseinander hervorgehen, werden zur Entstehung komplizierterer Organe hinführen können. Eine dritte Auffassung des Begriffes der bestimmt gerichteten Variation wäre die, daß die Veränderungen der Reaktionsnorm geradlinig auf eine Erhöhung der Zweckmäßigkeit hinführen.

Das Problem der Zweckmäßigkeit ist eines der Grundprobleme der Biologie. Ihr Vorhandensein sowie dasjenige der Anpassung lehrt die tägliche Erfahrung. Die Zweckmäßigkeit, die wir in der Natur beobachten, ist keine absolute und ideale. Die Lebewesen besitzen also nicht die Fähigkeit, ihre Lebensäußerungen stets nach der nützlichen Seite zu dirigieren. Der Deszendenzgedanke hat wohl auch dazu geführt, nach einer Abstufung im Grade der Anpassung nicht nur innerhalb einer hypothetischen phylogenetischen Reihe, sondern auch bei Angehörigen verschiedener Gruppen zu suchen. Solche Überlegungen sind jedoch müßig. Demzufolge aber ist auch nicht die geringste Veranlassung zu der Auffassung vorhanden, als ständen etwa die jetzt lebenden Formen hinsichtlich ihrer Anpassung höher als ihre Vorfahren; denn die letzteren waren sicherlich der Lebenslage entsprechend organisiert, in welcher sie sich befanden, während die rezenten Formen den heutigen Bedingungen angepaßt sind. Die Umwandlung dieser einen Anpassung in die andere geschah vermutlich in Harmonie mit den allmählichen Veränderungen des Milieus. Warum im Laufe der Phylogenese überhaupt Verschiebungen des Artbildes sich vollzogen haben, ist an sich schon der Untersuchung wert: daß aber diese Veränderungen wenn wir den Endeffekt betrachten und die Zwischenstadien zunächst unberücksichtigt lassen — stets so verlaufen sind, daß Erhaltungsfähiges resultierte, bedarf im erhöhten Maße der Erklärung. Bei manchen Autoren hat die fast uneingeschränkte, mehrere Jahrzehnte hindurch dauernde Herrschaft der Selektionstheorie eine gewisse Einseitigkeit der Betrachtungsweise gezeitet: für sie ist das Vorhandensein eines Organs „erklärt“, wenn sie dessen biologische Bedeutung erkannt zu haben glauben. Ihnen gilt z. B. als „Ursache“ einer Färbung das „Schutzmotiv“.

Nach den Anschauungen, welche Verf. sich mit manchen anderen Autoren über die Wirkungsweise der Selektion gebildet hat, ruft nur ein zufälliges Passen die Erscheinung der Anpassung hervor. Im Kampf ums Dasein werden von vielen realisierten Möglichkeiten nur diejenigen erhalten, welche unter ein gewisses Maß von Erhaltungsfähigkeit nicht hinuntergehen. Die Selektion ist also nur merkmalsstilgend, aber nicht eigentlich merkmalserschaffend oder dieses doch nur insofern, als durch sie, wenn bei Änderung der Lebensbedingungen das Anpassungsgleichgewicht verloren ging, indirekt ein neues Gleichgewicht hervorgerufen wird. Spencer scheint also zu weit zu gehen und die Rolle der Selektion zu überschätzen, wenn

er vom „Überleben der Passendsten“ spricht (womit ein Kampf ums Dasein von einer Schärfe angenommen wird, wie er in der Natur nicht zu beobachten ist). Man kann also wohl nur von einem „Überleben der Passenden“ reden.

Die Selektionstheorie setzt das Vorhandensein zahlreicher erblicher Variationen als gegeben voraus, läßt ihren Ursprung aber im Dunkel. Zur Ausfüllung der hier vorhandenen Lücke kann vielleicht bis zu einem gewissen Grade die Theorie der bestimmten und direkten Bewirkung dienen. Wir verlassen jedoch den durch exakte Forschungen gesicherten Boden, wenn wir von der Fähigkeit der Organismen, in Harmonie mit äußeren Bedingungen Modifikationen in zweckmäßiger Richtung auszubilden, auf eine ähnliche Änderungsfähigkeit der Reaktionsnorm schließen. Hier stehen wir vor einer der Kardinalfragen der Biologie: ändert sich die Reaktionsnorm zumeist oder doch häufig in zweckmäßiger Weise oder liegen ihre Abänderungen immer nur zufällig in erhaltungsmäßiger Richtung? Falls wir einerseits eine weitergehende Bedeutung der Selektion und andererseits das Walten zwecktätiger Agentien leugnen, so müssen wir völlig unbekannte Gesetzmäßigkeiten postulieren, wenn wir annehmen, daß durch orthogenetische Mutationen eine Erhöhung der Komplikation und damit auch gleichzeitig eine Vermehrung der Zweckmäßigkeit erfolgen kann.

Vollkommenheit ist nicht gleich Zweckmäßigkeit oder Erhaltungsfähigkeit, denn dann müßte den Bakterien zufolge ihrer Verbreitungsfähigkeit und Individuenzahl die Krone zugesprochen werden. Der Begriff der Vollkommenheit ist ein durchaus subjektiver. Nach morphologischen und physiologischen Gesichtspunkten wird vom Beurteiler mehr oder weniger unbewußt ein idealer Typ aufgestellt, wobei Erhaltungs- und Leistungsfähigkeit, Kompliziertheit der Organisation und Grad der Zentralisation mitspricht. Dann kann hineinspielen, wie weit das zu beurteilende Geschöpf etwa in seinen Funktionen dem Menschen angenähert ist. Je nach Bevorzugung des einen oder anderen Gesichtspunktes wird die Entscheidung getroffen. Auch der Fortschritt, wie Verf. den Begriff faßt, ist nichts Absolutes, sondern stets nur etwas Relatives und in bezug auf eine bestimmte Richtung gemeint, also z. B. hinsichtlich der Vermehrung der Leistung des einen oder anderen Organs. Fortschritt ist — um streng im Sprachbilde zu bleiben — Rückschritt in anderer Richtung. Man darf also nur so lange von einem Fortschritt reden, als die Bedingungen anhalten, unter denen die Abänderung eines Organs sich als nützlich erweist. Was zunächst ein Vorteil war, kann aber später unter anderen Bedingungen sich als nicht wieder gut zu machender Fehler dartun.

Anpassungs- und Organisationsvollkommenheit sind zwei ganz verschiedene Dinge; Darwin hat hierin nicht scharf unterschieden. Kann uns als Erklärung für die phylogenetische Entstehung auch der kompliziertesten Organe die Theorie genügen, daß dieselben das Resultat rein chemisch-physikalischer Vorgänge sind? Wir müßten dann annehmen, daß die an sich schon sehr komplizierten Verbindungen, welche den Körper der Organismen und seine Teile aufbauen, durch Einfügung neuer chemischer Körper immer wieder komplizierter geworden sind: nur diejenigen, welche sich als erhaltungsfähig erwiesen, konnten dabei von Dauer sein. Selbst wenn wir uns einstmals zur Bejahung dieser Frage berechtigt sehen würden, bleibt im Hintergrund immer noch das größte aller Probleme: wie kommt es, daß die Elemente überhaupt das Vermögen besitzen, sich zu so komplizierten Verbindungen zusammenzufügen, daß sich an ihnen Vorgänge ab-

spielen können, welche den Inhalt des Lebensgeschehens ausmachen und welche sogar von Bewußtseinserscheinungen begleitet sind?

Eine Lokalrasse oder bei Haustieren eine Rasse oder ein Schlag kann sein entweder eine reine Phänovariation (Modifikation) oder eine Genophänovariation (Elementarart, eventuell eine Mutation). Die züchterische Praxis hat ergeben, wie groß die Verschiedenheiten sind, welche bei Tieren der gleichen Rasse unter stark verschiedenen Bedingungen entstehen können: schon die Ernährung spielt bekanntlich eine sehr bedeutende Rolle. Die Variationsbreite der morphologischen wie der physiologischen Rasse-eigentümlichkeiten ist durch die Reaktionsnorm festgelegt; die Lebenslage entscheidet im einzelnen Falle über den Ausbildungsgrad derselben. Züchtung heißt nicht allein Auswahl der Geeignetsten und Zulassung derselben zur Fortpflanzung, sondern auch Versetzung der Rasse unter Bedingungen, welche dieselbe zu Modifikationen in einer gewünschten Richtung anregen. Der Züchter betätigt also einerseits Selektion, andererseits „direkte Bewirkung“.

Zwischen der Faktorenkonstellation einer Reaktion und dem Ergebnis derselben besteht ein Zwangsverhältnis: bei einem bestimmten Bedingungs-komplex kann stets nur ein ganz bestimmtes Resultat hervortreten. Es ist darüber diskutiert worden, ob es „erbliche Modifikationen“ gibt. Eine Modifikation erweist sich solange als erblich, als die adäquate Lebenslage vorhanden ist. Der Streit um die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ ist ein Beispiel dafür, wie in der Wissenschaft eine unglückliche Fragestellung jahrzehntelang eine klare Beantwortung hintanhalten kann. In einem in vorliegender Zeitschrift (Bd. 25, S. 164-169) veröffentlichten Aufsatz: „Zum Begriff der Scheinvererbung“ hat Verf. bereits aus-einandergesetzt, daß diese Frage durch eine ganz andere abzulösen sei: „Durch welche äußeren Faktoren kann die Reaktionsnorm einer Art verändert werden?“

Für den Züchter ist eine Erscheinung von größter Bedeutung, welche Baur als Nachwirkung bezeichnet. Nicht bei allen Objekten ist eine solche nachzuweisen: in vielen Fällen bringt es dieselbe dagegen mit sich, daß Charaktere nicht sofort auftreten oder verschwinden, sondern daß dieser Vorgang sich nur schrittweise im Laufe mehrerer Generationen vollzieht. Die Leistungsfähigkeit des Individuums hängt nicht nur ab von den Einflüssen, welche dieses selbst traf, sondern auch von denjenigen, welche sich bei den Vorfahren Geltung verschafften. Angesichts einer Nachwirkung hat man nicht selten von einer „Vererbung erworbener Eigenschaften“ und von einer „erblichen Anpassung“ gesprochen. Beide Bezeichnungen sind abzulehnen. Das Entscheidende ist vielmehr in allen Fällen, ob die Reaktions-norm die gleiche blieb oder nicht. Ebenfalls durch Nachwirkung sind mit Jollos die Ergebnisse von Kammerer am Feuersalamander zu deuten: eine solche von der durch diesen Autor konstatierten Dauer ist von höchster Bedeutung, da dieselbe sogar eingepflanzte fremde Ovarien berührt. Nach der Ansicht maßgebender Rassehygieniker kann eine vorübergehende schlechte Lebenslage die Rasse nicht dauernd schädigen. Nun werden aber, wie Experimente an Tieren gelehrt haben, durch extreme Lebenslagen gelegentlich Mutationen ausgelöst: es ist besonderer Beachtung würdig, daß dabei die Mutationen nicht selten in Richtung der Modifikationen gelegen sind.

„Innere Ursachen“ der Mutationen werden von den Autoren dann mit Vorliebe angenommen, wenn äußere an diesen beteiligte Faktoren nicht ohne weiteres zu ermitteln waren. Nach dem von uns vorläufig akzeptierten

mechanistischen Erklärungsprinzip kann jedoch der Impuls zu einer Änderung der Reaktionsnorm in letzter Wurzel stets nur von außen her erfolgen.

Manche Autoren bezeichnen als „Konstruktion“ die Erscheinung, daß eine Eigenschaft von der Anwesenheit mehrerer Erbfaktoren abhängig ist. Gibt es aber Eigenschaften, die nur von einem einzigen Faktor verursacht werden? Selbst im denkbar einfachsten Falle hängt das Zustandekommen z. B. einer Blütenfarbe von mehreren Faktoren ab, nämlich 1. von dem Farbfaktor und 2. von der Blüte, welche letztere sich ihrerseits aus einer ganzen Anzahl Faktoren zusammensetzt. Ganz neues Licht wirft auf die Frage nach der Auslösung von Mutationen durch Bastardierung und auf diejenige nach der Konstanz der Bastardrassen die 1918 erschienene Publikation von Tower, welche unlängst in dieser Zeitschrift (Bd. 26, S. 161—174) durch Verf. ausführlich referiert wurde. Inwieweit von diesen neuen Resultaten die 1906 publizierten, so berühmt gewordenen Befunde über Mutationen bei *Leptinotarsa* berührt werden, gibt Tower nicht an.

Was ist Vererbung? Nicht etwa die phänotypische Übereinstimmung von Eltern und Nachkommen. Auch nicht das gleichzeitige Auftreten des identischen Phänotypus und Genotypus bei diesen. Der Phänotypus ist aus der Definition gänzlich zu eliminieren; wir bezeichnen also Vererbung lediglich als die genotypische Übereinstimmung aufeinanderfolgender Generationen. Der Vererbungsvorgang kann gestört werden einerseits durch Spaltungen bei Heterozygoten, also durch Faktorenkombination, andererseits durch Mutationen. Nur scheinbare Störungen sind die reinen Phänovariationen. Übertragung selbstproduzierter und artfremder Stoffe ruft das Bild der Scheinvererbung hervor.

Die genotypische Einheitlichkeit der Johannsenschen reinen Linien läßt sich nur insoweit garantieren, als die betreffenden Erbfaktoren durch ihre Wirkung auf die von uns kontrollierbaren Außeneigenschaften der Beurteilung zugänglich sind. Jedoch ist es gänzlich unbewiesen, daß die Individuen bezüglich aller vorhandenen Gene übereinstimmen. Wir gelangen so zu der Frage: gibt es im ganzen Organismenreich überhaupt zwei Individuen, welche absolut isogen genannt werden können? Johannsen führt die Schwankungen, welche innerhalb einer reinen Linie beobachtet werden, auf zufällige Differenzen der Lebenslage zurück: sollten hier aber nicht vielleicht doch bisher unbeobachtete genotypische Unterschiede mitspielen? Erst recht dürften vielleicht die Blutlinien, welche bei Fremdbefruchtung die Art zusammensetzen, keine bezüglich aller Gene übereinstimmenden Individuen aufweisen können.

Selektion ist nur merkmalssteigernd, wenn sie mutativ oder durch Faktorenkombination entstandene Änderungen der Reaktionssnorm erfaßt. Einmalige Auslese begründet bei einer reinen Linie die neue Zucht; Selektion ist dann nur noch vonnöten, um Variationen zu beseitigen, die durch Mutation und gelegentliche Fremdbefruchtung sich ergeben. Die Tätigkeit des Züchters besteht darin, daß er 1. die in gewünschter Richtung reagierenden Biotypen isoliert oder durch bewußte Kreuzung schafft und 2. auf eine Generation wie die andere eine gleich günstige Lebenslage einwirken läßt, um durch Nachwirkung verstärkte optimale Reaktionen aus seinem Material herauszuholen.

Besonders für den Paläontologen liegt es nahe, neben den diskontinuierlichen Änderungen der Reaktionsnorm durch Mutation und Faktorenkombination noch eine ganz allmählich fortschreitende Umbildung des Genotypus anzunehmen, welche man vielleicht mit den säkularen Hebungen und

Senkungen und sonstigen Umbildungen der Erdoberfläche vergleichen könnte. Derartigen geologischen Ereignissen ist eine weit größere Bedeutung für die Gestaltung des Antlitzes der Erde zuzuschreiben als den diskontinuierlichen Vorgängen wie Erdbeben und Vulkanausbrüchen. Es läßt sich aber bisher in keiner Weise ein exakter Beweis dafür erbringen, daß solche gleitenden Verschiebungen des Genotypus stattfinden. Kontinuierliche paläontologische und vergleichend-anatomische Reihen beweisen nichts; denn der genetische Zusammenhang innerhalb des Materials ist in keiner Weise gewährleistet. Und dann fragt es sich, inwieweit die aufgezeigten Variationen solche rein phänotypischer oder genophänotypischer Natur sind.

Die gleiche Phänovariation kann in vielen Fällen durch eine Änderung des Milieus oder des Genotypus bedingt sein; es ist also nicht verwunderlich, wenn die Mutationen häufig in Richtung der Modifikationen liegen, so daß diese beiden Formen der Variation nicht ohne züchterische Analyse voneinander zu unterscheiden sind. Wenn eine Mutation in Richtung der Modifikationen liegt, so bedeutet dies, der Genotypus habe sich in der Weise geändert, daß eine Reaktion jetzt auch schon bei „normalem“ Milieu ebensoweit abläuft, wie sie es bisher nur bei verändertem Milieu konnte.

Das Artbildungsproblem gliedert sich in mehrere Hauptfragen: Wodurch ergibt sich beim Einzelindividuum die Veränderung eines Gens? Wodurch wird eine ganze Population mit einem neuen Gen ausgestattet? Wodurch werden allmählich zahlreiche Erbfaktoren abgeändert, so daß schließlich ganz neue Biotypen entstehen? Bisher kennen wir bei verschiedenen Arten immer nur je einen mutativen Schritt, also höchstens die Entstehung von Elementararten. Auf solche Vorkommnisse sind wir angewiesen, wenn wir auf jene Prozesse schließen wollen, die zur Entstehung der Linnéschen Großarten führen. Weiterhin werden dann von der Umwandlung der kleinen Verwandtschaftsgruppen Vermutungen über diejenige der großen Gruppen angestellt. Daß alle solchen Theorien nur vorläufigen Wert haben, leuchtet ohne weiteres ein; denn die Vorfahren, aus denen die späteren Formen hervorgingen, kennen wir ebensowenig wie die damaligen Milieuverhältnisse. Wodurch gibt es nicht bloß ein buntes Chaos von Variationen, sondern eine Fülle von Arten, welche im allgemeinen gegeneinander wohl abgegrenzt sind? Selektion allein genügt hier als Erklärung nicht, sondern es muß auch der Umstand in Rechnung gesetzt werden, daß die Konstitution der Organismen nur ganz bestimmte Reaktionen und ein Variieren in wenigen Richtungen erlaubt.

Wenn zwei Organismen in der gleichen Lebenslage verschieden reagieren, so ist dies ein Zeichen, daß ihre Geschichte nicht die gleiche war und daher ihre jetzige Beschaffenheit eine verschiedene ist. Die besonderen Schicksale, die ein jeder derselben durchmachte, können einen verschiedenen Genotypus bei ihnen ausgebildet oder sie wenigstens zu zwei differenten Modifikationen auf gleicher genotypischer Grundlage gemacht haben. Sind sämtliche zu einer Mutation erforderlichen inneren und äußeren Faktoren zugegen, so muß eine solche mit Notwendigkeit erfolgen. Damit erscheint die Frage entschieden, ob die Entstehung einer neuen Form immer nur an einem Orte oder auch an mehreren Orten erfolgen kann.

Wir sind hinsichtlich des Problems der Artumbildung und der Artentwicklung durch die bisher gewonnenen Ergebnisse erst zu einigen oberflächlichen Fragestellungen gelangt. Soviel läßt sich aber wohl schon heute sagen, daß sich ein einheitliches Prinzip der Artentstehung nicht wird finden lassen, vielmehr vollzieht sich dieselbe sicherlich in jedem einzelnen Falle

auf eine besondere Weise. Zufällige Variation und Selektion kann wohl die gelegentliche Abänderung einer Art, aber nicht die Entstehung komplizierterer Organe verständlich machen, welche nach dem Stande unseres Wissens über das rein Erhaltungsnotwendige weit hinausgehen. Mutationen, welche eine Steigerung der Erhaltungsfähigkeit brachten, gelangten noch nicht zur Beobachtung. Sind vielleicht die für die Evolution maßgebenden Reaktionsänderungen bisher noch gar nicht aufgedeckt worden? Nach der heutigen Nomenklatur müssen wir von orthogenetisch verlaufenden Mutationen sprechen, wollen wir eine phylogenetische Entwicklung kennzeichnen, die von Einfachem zu immer Komplizierterem führt.

Von welcher Seite wir auch an das Evolutionsproblem herantreten mögen, der Ursprung der genotypischen Änderungen bleibt bisher stets im Dunkel. Wie kommt es, daß sekundär wasserlebende Wirbeltiere zu Hyperphalangie und Hyperdaktylie neigen, und wie geschieht es, daß der Ausbildungsgrad dieser Variationen sich augenscheinlich innerhalb großer Zeiträume steigert? Hier sind wir Zeugen eines auch noch in der Jetztzeit ablaufenden phylogenetischen Prozesses, haben jedoch bisher kein Mittel an der Hand, denselben mit exakten Methoden zu erfassen. Vergleichend-anatomische Betrachtungen dieser Art lehren uns im vollen Umfange die Grenzen kennen, welche zur Zeit der experimentellen Erbllichkeitsforschung gezogen sind.

In Zukunft muß es das Bestreben der Forscher sein, das Wesen der Mutationen zu ergründen, damit wir die Erzeugung derselben in die Hand bekommen und den Genotypus willkürlich verschieben lernen. Schon allein für praktische Zwecke wäre dies von hoher Bedeutung. Sodann ist es dringend erforderlich, nicht nur jeweils einen einzelnen isolierten Mutationschritt, sondern eine Folge von solchen zur Beobachtung zu bringen, um festzustellen, ob es bestimmt gerichtete Mutationsreihen gibt. Dabei werden sich wohl auch solche Fälle ergeben, wo die Verschiebung der Reaktionsnorm in einer Weise erfolgt, daß fortan das Reaktionsergebnis in einer erhaltungsmäßigeren Richtung liegt. Vielleicht läßt sich bei dieser Gelegenheit der alte Streit schlichten, ob das Reaktionsprodukt die Reaktionsnorm zu beeinflussen vermag. Die bisher beobachteten Mutationen erfolgten stets ohne Rücksicht auf Nützlichkeit und Schädlichkeit: es ist also zurzeit wenig Grund zu der Annahme vorhanden, daß Mutationen, welche die Zweckmäßigkeit erhöhen, häufiger sind als solche, welche zufällig in einer schädlichen oder indifferenten Richtung gelegen sind.

Autoreferat.

Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. II.

Von Ernst Lehmann, Tübingen.

(Eingegangen am 10. April 1921.)

A. Einleitung.

In meiner ersten Abhandlung über Selbststerilität von *Veronica syriaca* (diese Zeitschrift, 1919, 21, S. 1 ff.) hatte ich in der Hauptsache das Folgende gezeigt:

1. *V. syriaca* ist ausgesprochen selbststeril.
2. In F_1 der Kreuzung zweier beliebig ausgewählter *syriaca*-Pflanzen traten bei wechselweiser Kreuzbestäubung von 131 Individuen vier intrasterile aber interfertile Gruppen, die ich als A, B, C und D bezeichnete, auf. Die Individuen jeder einzelnen Gruppe also waren untereinander bestäubt steril, während die Individuen der verschiedenen Gruppen miteinander sich stets fertil erwiesen.

Die vier Gruppen traten in folgenden Mengenverhältnissen auf:

A	B	C	D
35	27	37	31 Individuen.

Veronica syriaca verhielt sich also offenbar wie die Passiflora-Arten Munros, wie *Reseda*, *Linaria*, *Antirrhinum*, *Cardamine* und *Nicotiana*¹⁾. Die Gruppenbildung erwies sich bei *Veronica syriaca* als besonders scharf; die Pflanze glich in dieser Hinsicht *Reseda* und *Linaria* mehr als den anderen.

¹⁾ Siehe das folgende Referat über die Arbeiten von East, in welchem auch andere allgemeine Daten eingesehen werden können.

3. Selbstfertile Pflanzen traten in meinen Versuchen bei allen Kreuzungen nicht auf. Wohl fanden sich bei einzelnen Pflanzen ganz ausnahmsweise einige kleine Kapselchen mit vereinzelt reifen oder halbentwickelten Samen. Die reifen Samen führten auch, wie ich unterdessen festgestellt habe, wieder zu gesunden, soweit bisher betrachtet, wieder selbststerilen Pflanzen. Bei der äußersten Seltenheit dieser Samenbildung nach Selbstbefruchtung möchte ich aber einstweilen mit meinem Urteil über die Herkunft dieser Samen noch zurückhalten. Es wird indessen nicht schwer sein, diese Frage in Zukunft bindend zu beantworten.

Über das eigentliche Wesen der Selbststerilität meiner Versuchspflanze konnte ich, wie alle bisherigen Beobachter bei den ihrigen¹⁾, — wenn wir von Josts Feststellungen bei *Cytisus Laburnum* absehen — nichts Bestimmtes aussagen. Wir haben noch in keinem bisher mitgeteilten Versuche über Selbststerilität irgendwelche sichere Anhaltspunkte gewonnen, welche uns ermöglichen würden, festzustellen, warum die Individuen der einen Sippe einer Pflanzenart selbststeril sind, während die einer anderen Sippe derselben Art selbstfertil sind, wir wollten uns denn mit der Auskunft begnügen, daß Selbststerilität auf einem Gen für Selbststerilität, Selbstfertilität auf einem solchen für Selbstfertilität beruht.

Das Wesen der Selbststerilität auf rein mendelistischer Basis zu ergründen, wurde ja von Correns versucht, wie wir in meiner ersten Abhandlung sahen, allerdings bisher wohl ohne endgültigen Erfolg. Wie unverständlich uns auf rein mendelistischer Basis das Wesen der Selbststerilität noch ist, das ergibt sich, wie ich 1919, S. 44 an dem Beispiel von *Reseda* ausführte, daraus, daß alle rezessiven Selbststerilen einer Kreuzung zwischen selbstfertilen und selbststerilen *Reseda*-Pflanzen durchaus selbststeril aber mit allen anderen selbststerilen fertil sein sollen. Wie *Reseda* soll sich nach den neueren Untersuchungen von East auch die selbststerile Nachkommenschaft der Kreuzung *Nicotiana Langsdorffii* × *Forgetiana* verhalten¹⁾).

Was bisher auf dem Gebiete der selbststerilen Pflanzen festgestellt wurde, das besteht in der Hauptsache in der Beobachtung verschiedener kreuzungssteriler bzw. kreuzungsfertiler Stämme, deren Vererbung wir z. T. annähernd auf allgemein mendelistische Vorstellungen bringen können. In den Fällen von *Reseda* und der eben erwähnten *Nicotiana*-

¹⁾ Siehe Anmerkung S. 161.

Kreuzung, in denen Selbststerilität und Selbstfertilität einfach monohybrid spalten, haben wir Selbststerilität ohne Kreuzungssterilität vor uns; es ist also hier zweifellos nötig, für das Zustandekommen der Selbststerilität nach besonderen Erklärungen zu suchen. Den umgekehrten Fall, Kreuzungssterilität ohne Selbststerilität, kennen wir allerdings nicht, was uns doch wieder auf gewisse Zusammenhänge beider Erscheinungen schließen läßt.

Jedenfalls werden wir aber wohl, wie das East auch ausdrücklich bei seinen Nicotianen betont hat¹⁾, zwischen dem Problem der Selbststerilität und den Vorgängen, die der Kreuzungssterilität zu grunde liegen, wenigstens vorläufig scheiden müssen. Wir wollen uns deshalb im folgenden durchaus auf diesen Standpunkt stellen und werden hier ausschließlich dem Probleme der Kreuzungssterilität weiter nachgehen.

Schon 1919, S. 43/44 hatte ich dargelegt, daß es möglich sein müßte, in die damals noch gemeinsam behandelten Problemkomplexe dadurch tiefer einzudringen, daß bestimmt gerichtete Verbindungen meiner in F_1 erhaltenen intrasterilen Gruppen hergestellt würden. Ich führte dort ungefähr aus: Zunächst, wenn wirklich die Kombinatorik von verschiedenen Hemmungstoffen hier die Selbststerilität zu erklären imstande ist, so müssen bestimmtgerichtete Kreuzungsversuche darauf hinweisen. Denken wir uns in den Klassen A, B, C, D, welche ich bei *V. syriaca* aufgestellt habe, je eins oder auch mehrere Hemmungsgene, welche es eben nach sich ziehen, daß innerhalb dieser Gruppen dauernde Selbststerilität besteht. Nehmen wir diese Hemmungsgene, wie wir ja müssen, in den verschiedenen Gruppen verschieden an, so müssen sich doch zweifellos bei weiteren Kreuzungen in den Zahlenverhältnissen Verschiedenheiten ergeben. Bringen wir z. B. die Kreuzung Gruppe A mal Gruppe B zustande und bestäuben die F_1 -Individuen einer solchen Kreuzung untereinander, so müßte sich unter allen Umständen viel häufiger Selbststerilität finden, als wenn man die F_1 -Individuen genannter Kreuzung etwa mit F_1 -Individuen aus der Kreuzung der Gruppen C und D verbindet.

Ich habe nun unterdessen solche Kreuzungen angestellt, welche, wenn auch nicht, wie ursprünglich vermutet, über das Problem der Selbststerilität, so doch über Fragen der Kreuzungssterilität ziemlich weitgehende Klarheit erbringen. Allerdings können wir, auch mit Hilfe

¹⁾ Siehe Anmerkung S. 161.

dieser Kreuzungen, das Problem der Kreuzungssterilität bei *V. syriaca* noch keineswegs vollkommen durchschauen; immerhin aber glaube ich, daß meine Versuche doch einen erheblichen Schritt vorwärts bedeuten, so daß ich mit ihrer Veröffentlichung nicht zurückhalten möchte.

B. Die Versuche.

Bei der Versuchsanstellung bin ich in jeder Weise ebenso vorgegangen, wie im Jahre 1919. Ich brauche also an dieser Stelle nur auf das damals Gesagte zu verweisen (1919, S. 3). Die Darstellung der Ergebnisse möchte ich aber in einer erheblich kürzeren und übersichtlicheren Form bringen wie damals. Ich habe 1919, um eine sichere Grundlage für alle meine späteren Versuche zu erlangen, jede ausgeführte Kreuzung in ihrem Ergebnis mitgeteilt. Das schien mir zunächst zweckmäßig, damit man meinen Versuchen in allen Einzelheiten nachgehen konnte. Jetzt, wo die Sachlage schon eine erheblich geklärtere ist, beschränke ich mich auf tafelförmige Wiedergabe der Versuche, wie sie 1916 von Correns und verschiedentlich von East und seinen Mitarbeitern für diese Fragen verwendet wurde. In einer horizontalen Reihe werden die zur Kreuzung als Männchen verwandten, in einer vertikalen Reihe die zur Kreuzung als Weibchen verwandten Pflanzen angegeben. Die Angaben sind, wo nichts Besonderes bemerkt wurde, zumeist durch mehrere Kreuzungen ausreichend gesichert. Zweifelhafte Ergebnisse, die wegen mangelnder Zeit oder verdorbener Pflanzen nicht mehr nachgeprüft werden konnten, wurden in der Tabelle mit Fragezeichen angedeutet; zu dem Fragezeichen wurde eine Indexnummer gesetzt, zu welcher dann unter der Tabelle die Art der Abweichung beigefügt wurde. + bedeutet fertile, 0 sterile Verbindung, s = schwacher Ansatz, — nicht ausgeführt.

Ich habe dreierlei Kreuzungen angestellt:

1. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits gleicher Gruppen, z. B. $(B \times D) \times (B \times D)$.
2. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits verschiedener Gruppen, z. B. $(B \times D) \times (A \times C)$.
3. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits halbgleicher Gruppen, z. B. $(A \times D) \times (B \times D)$,

Ehe ich die Ergebnisse dieser Kreuzungen anführe, stelle ich zunächst zum Vergleich die ersten 20 Pflanzen meiner F_1 -Kreuzungen von 1919 hier ebenfalls in Tafelform zusammen.

I. Zusammenstellung der Kreuzungen zwischen den ersten 20 Individuen meiner F_1 -Kreuzungen von 1919.

Tabelle 1.

	B 1	A 2	A 3	D 4	A 5	C 6	B 8	C 9	C 10	A 11	C 13	D 14	A 17	B 18	D 21	C 22	A 23	B 24	C 25	A 26
B 1	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
A 2	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
A 3	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
D 4	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+
A 5	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
C 6	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
B 8	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
C 9	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
C 10	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
A 11	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	0	+	0	+	+	0	+	+	0
C 13	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
D 14	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+
A 17	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
B 18	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
D 21	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+
C 22	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
A 23	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
B 24	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
C 25	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
A 26	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0

Eine sorgfältige Betrachtung dieses Tafelschemas läßt erkennen, daß die Individuen sich untereinander in vier verschiedenen Weisen verhalten, entsprechend den vier von uns beobachteten Gruppen; ich habe die Gruppenbezeichnung zu jedem Individuum hinzugeschrieben, um die Übersicht zu erleichtern. Im einzelnen habe ich zu dieser Tabelle nichts hinzuzufügen.

II. Die Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits gleicher Gruppen.

Wir wenden uns hier sogleich zur Darstellung der Tabellen.

Tabelle 2.
 $(B \times D) \times (B \times D)$.
 1902 (1801, 182×53) \times 1902 (1801, 182×53).

	1902																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	-	+	+
2	+	0	0	0	+	+	-	+	+	0	0	0	0	0	+	+	+	-	0	0
3	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
4	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
5	0	+	+	+	0	0	-	0	-	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
6	0	+	+	-	-	0	0	0	-	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
7	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
8	0	+	+	+	0	-	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
9	+	s	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
10	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	-	-	+	0	0	0	+	+	+
11	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	? ₁	+	+	+	0	0	0
12	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	-	+	+	+	0	0	0
13	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	-	0	0	-	+	+	+	0	0	0
14	+	0	-	-	+	+	-	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
15	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	-	0	0	0	+	+	+
16	0	+	+	+	-	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
17	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
18	+	0	0	0	-	+	+	+	0	+	0	0	-	0	+	+	+	0	0	0
19	+	0	0	0	+	+	+	+	0	-	0	0	-	0	+	+	+	0	0	0
20	+	-	s	0	+	+	+	+	0	+	0	0	-	0	+	+	+	0	0	0

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal + statt 0 gefunden.

Tabelle 3.
 $(A \times C) \times (A \times C)$.
 1909 (1801, 17×83) \times 1909 (1801, 17×83).

	1909																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	-	+	0	0
2	0	0	0	0	? ₁	+	+	+	+	-	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0
3	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	0	-	0	0
4	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0
5	+	+	+	+	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	+	0	+	0	+	+
6	+	+	+	+	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	+	0	+	-	+	-
7	+	+	+	+	-	0	0	0	0	0	0	s	0	0	+	0	+	-	+	+
8	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0	+	+
9	+	+	+	+	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	? ₂	0	? ₃	0	+	+
10	+	+	+	+	0	0	0	-	0	-	0	0	-	-	-	0	+	0	+	-
11	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	+	-	+	+

(Fortsetzung von Tabelle 3.)

	1909																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
12	—	+	+	+	0	0	—	0	0	—	0	0	—	0	—	0	—	0	+	—
13	+	+	—	+	0	0	0	0	0	—	0	—	—	0	?	0	+	0	+	+
14	+	+	+	—	—	0	0	0	0	—	0	0	0	—	+	0	+	0	+	+
15	0	—	—	0	—	+	—	+	—	—	+	+	+	0	+	0	+	0	0	0
16	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	+	0	+	—	+	—
17	0	0	s	0	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	0	+	0	—	0	—
18	—	+	+	—	—	0	—	—	—	0	—	s	s	0	—	0	—	0	+	—
19	0	0	0	0	—	?	+	+	+	—	+	+	+	+	0	+	0	+	0	—
20	0	0	0	0	—	0	+	—	+	—	?	+	?	?	0	+	0	+	0	—

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,

2 = 1 " 0 " +,

3 = 1 " 0 " +,

4 = 1 " 0 " +,

5 = 1 " 0 " +,

6—8 je 1 mal 0 statt + (offenbar zu früh abgezapft).

Tabelle 4.

(A × D) × (A × D).

1903 (1801, 26 × 12C) × 1903 (1801, 26 × 120).

	1903																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	—	—	+	0	+	s	+	+	0
2	+	0	0	0	—	0	+	+	0	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0	+
3	+	0	0	0	+	0	+	+	0	+	+	+	+	s	+	0	+	0	0	+
4	+	0	0	—	+	0	+	—	—	—	—	+	+	s	+	—	+	—	—	—
5	0	+	+	+	0	+	0	?	+	?	0	0	?	+	0	+	0	+	+	—
6	+	0	0	0	+	0	+	—	0	+	+	+	+	0	+	0	s	0	0	+
7	0	+	+	+	0	+	0	?	+	0	0	0	s	+	0	+	0	—	—	0
8	0	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	0	s	+	0	+	0	—	—	—
9	+	0	0	0	+	0	+	+	0	+	+	+	+	0	+	—	+	—	—	+
10	0	+	+	+	0	+	0	0	+	—	0	—	0	+	0	+	—	+	—	0
11	0	+	+	+	0	+	—	0	+	0	0	0	0	+	0	+	0	+	—	—
12	0	+	+	+	0	+	0	—	+	0	0	0	—	+	0	—	0	+	—	0
13	0	+	+	+	0	+	0	—	?	s	0	—	0	+	s	+	s	—	—	0
14	+	0	0	0	+	0	?	?	—	+	+	+	+	0	+	s	+	s	—	s
15	0	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	0	0	s	0	+	0	+	+	s
16	+	0	0	0	+	0	+	+	?	+	+	+	+	0	+	0	+	s	—	—
17	—	+	+	+	?	+	0	0	+	0	0	0	0	+	s	+	0	+	—	s
18	—	0	s	0	+	0	+	+	0	+	+	+	+	0	+	0	+	s	—	+
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	0	+	+	+	?	+	0	+	—	0	0	0	?	+	s	+	s	+	—	0

Fragliche Fälle: 1—4 = 1 mal + statt 0,

5—6 = 1 " 0 " +,

7—10 = 1 mal + statt 0.

Tabelle 5.

 $(B \times C) \times (B \times C)$.1904 (1801, 182 \times 174) \times 1904 (1801, 182 \times 174).

	1904																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1904	1	—	0	0	+	0	+	+	0	+	—	—	+	+	? ₁	0	+	—	0	—
	2	0	0	0	+	0	+	—	0	+	0	—	+	+	—	0	—	0	0	—
	3	0	0	0	+	0	+	+	0	+	0	—	+	+	+	0	+	0	0	—
	4	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	—	0	0	—	+	0	+	+	—
	5	0	0	0	+	0	+	+	0	+	0	—	+	+	+	0	+	—	0	—
	6	—	—	+	0	+	0	0	+	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	7	—	+	+	0	+	0	0	+	0	—	—	0	0	+	—	0	+	+	—
	8	—	0	0	+	0	+	+	0	+	0	—	+	+	—	—	+	0	0	—
	9	+	—	+	—	+	0	—	+	0	+	—	0	0	? ₂	—	0	+	+	—
	10	—	0	0	+	0	+	+	0	—	—	—	+	+	—	—	—	0	—	—
	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	—	—	0	—	—	—	+	—	—
	13	—	—	+	—	—	—	0	—	0	+	—	—	0	—	—	—	—	—	—
	14	+	+	+	0	? ₄	0	0	+	0	+	—	—	s	—	—	—	+	—	—
	15	—	0	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,

2 = 1 „ 0 „ +,

3 = 1 „ 0 „ +,

4 = 1 „ 0 „ +.

Betrachten wir nun zunächst diese Zusammenstellungen näher, so ist leicht zu ersehen, daß wir in allen diesen Fällen nicht mehr zwischen vier, sondern zwischen zwei Gruppen von Individuen zu scheiden haben, die sich als intrasteril und interfertil erweisen. Wenn wir diese beiden Gruppen mit I und II bezeichnen, so sind alle Individuen der Gruppe I wie der Gruppe II je untereinander steril, mit den Individuen der anderen Gruppe aber fertil. Stellen wir die beiden Gruppen für die einzelnen Kreuzungen nach ihren Angehörigen zusammen, so erhalten wir (siehe S. 169, oben):

Wir erkennen, daß die einzelnen Gruppen, soweit denselben gleich viel Kreuzungen zugrunde liegen, ungefähr gleich groß sind.

Wir wollen indessen vorläufig diesen Resultaten nicht weiter nachgehen und uns vielmehr zunächst der zweiten Gruppe unserer Kreuzungen zuwenden.

Stammbuch- nummer	1902 × 1902		1909 × 1909		1903 × 1903		1904 × 1904	
Kreuzungen	(B × D) × (B × D)		(A × C) × (A × C)		(A × D) × (A × D)		(B × C) × (B × C)	
Gruppen	I	II	I	II	I	II	I	II
Nummer	1	2	1	5	1	2	1	4
In-	5	3	2	6	5	3	2	6
dividuen	6	4	3	7	7	4	3	7
	7	9	4	8	8	6	5	9
	8	11	15	9	10	9	8	12
	10	12	17	10	11	14	10	13
	15	13	19	11	12	16	15	14
	16	14	20	12	13	18		
	17	18		13	15			
		19		14	17			
		20		16	20			
				18				
Anzahl der Individuen	9	11	8	12	11	8	7	7

III. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits verschiedener Gruppen.

Tabelle 6.

(B × D) × (A × C).

1902 (1801, 182 × 53) × 1909 (1801, 17 × 83).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	—	—	0	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	0	—	—	—
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	0	0	0	0	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	0	+	—	+	—	0
6	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	0	+	—	—
7	0	0	0	0	+	+	+	—	—	+	+	+	+	—	0	+	—	+	0	—
8	s	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	0	+	0	0
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10	0	0	0	0	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0
11	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—
12	+	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
13	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	0	0	0	0	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	0	+	—	0

(Fortsetzung von Tabelle 6).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
16	0	0	0	0	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	0	—
17	0	0	s	0	—	+	+	+	+	—	+	—	+	+	s	—	0	+	0	0
18	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+
19	+	+	+	+	+	+	? ₂	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
20	—	+	? ₃	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,

2 = 1 „ 0 „ +,

3 = 1 „ 0 „ +.

Tabelle 7.

(A × C) × (B × D).

1909 (1801, 17 × 83) × 1902 (1801, 182 × 53).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	? ₁	+	+	0	0	0	—	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
2	0	—	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	—	—	0	0	0	+	+	+
3	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	—	+	+	0	0	0	+	+	+
4	0	+	—	+	0	0	0	0	+	0	+	—	—	—	0	—	0	+	+	+
5	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	+	+	+
7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	? ₂	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	? ₃	+	+	+	+	+	+	+
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+
10	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	—
11	—	—	+	+	—	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	—	—	—	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
13	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+
14	+	+	+	+	—	+	+	+	? ₄	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15	—	+	+	+	—	0	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+
16	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
17	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
18	+	+	+	+	—	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	? ₅
20	0	+	+	+	0	—	0	0	+	0	+	+	—	—	0	0	—	+	+	+

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,

2-4 = 1 mal 0 statt +,

5 = 1 mal 0 statt +.

Tabelle 8.

(A × D) × (B × C).

1903 (1801, 26 × 120) × 1904 (1801, 182 × 174),

	1	2	3	5	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	+	+	+	s	+	0	0	+	—	+	—	0	0	0	—	0	+	+	—	+
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	—	+
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	+	+	? ₁	—	? ₂
4	—	+	—	—	+	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
5	—	+	+	—	—	0	0	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
6	+	—	+	+	+	+	+	—	0	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+
7	+	+	+	0	—	—	0	? ₃	0	—	—	0	0	0	0	0	+	—	—	—
8	—	+	+	0	+	—	0	? ₄	0	—	—	—	0	—	—	—	? ₆	—	—	—
9	—	—	+	+	+	+	0	+	+	+	—	—	—	s	—	—	+	—	—	+
10	—	+	+	0	+	? ₇	0	? ₈	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	+	+	—	+	—	0	s	0	? ₉	—	0	0	s	0	0	+	+	—	+
12	—	+	+	s	+	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	+	+	+	0	+	—	0	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Fragliche Fälle: 1—6 = 1 mal 0 statt +,

7 = 1 mal + statt 0,

8 = 1 mal 0 „ +,

9 = 1 mal + „ 0.

Wir wenden uns nun zur näheren Betrachtung dieser Übersichten.
Ohne weiteres lassen sich in all diesen Kreuzungen unter den Individuen

AC	BD	AC	BD	AC	BD	AC	BD
1909	1902	1909	1902	1909	1902	1909	1902
I	I	II	I	I	II	II	II
1	1	5	1	1	2	5	2
2	5	6	5	2	3	6	3
3	6	7	6	3	4	7	4
4	7	8	7	4	9	8	9
15	8	9	8	15	11	9	11
17	10	10	10	17	12	10	12
19	15	11	15	19	13	11	13
20	16	12	16	20	14	12	14
	17	13	17		18	13	18
		14		•	19	14	19
		16			20	16	20
		18				18	
0		+		+		+	

beiderseitiger Herkunft die schon aus den vorherigen Verbindungen bekannt gewordenen Gruppen I und II feststellen. Diese beiden Gruppen aber, welche von den beiden Elternverbindungen in die Kreuzungen eingebracht werden, verhalten sich verschieden zueinander; teils sind sie miteinander steril, teils fertil. Ich stelle im vorstehenden (S. 171) zunächst die Gruppen von 1902 und 1909 in ihrem gegenseitigen Verhalten zusammen.

Aus dieser Zusammenstellung können wir entnehmen, daß den Gruppen I von 1901 und 1902 die gleichen Hemmungsfaktoren zukommen dürften und daß diese den Gruppen II nicht zukommen.

Wir wenden uns nunmehr zur Nebeneinanderstellung von 1903 und 1904.

AD	BC	AD	BC	AD	BC	AD	BC
1903	1904	1903	1904	1903	1904	1903	1904
I	I	I	II	II	I	II	II
1	1	1	4	2	1	2	4
5	2	5	6	3	2	3	6
7	3	7	7	4	3	4	7
8	5	8	9	6	5	6	9
10	8	10	12	9	8	9	12
11	10	11	13	14	10	14	13
12	15	12	14	16	15	16	14
13		13		18		18	
15		15					
17		17					
20		20					
+		0		+		+	

Diese Zusammenstellung läßt erkennen, daß Gruppe I von 1903 und Gruppe II von 1904 die gleichen Hemmungsfaktoren besitzen dürften, welche aber Gruppe I von 1904 und Gruppe II von 1903 nicht zukommen.

Vergleichen wir indessen nun die Kreuzungen mit beiderseits gleichen und beiderseits verschiedenartigen Verbindungen, so werden wir im ersten Falle, also wenn wir $(B \times D) \times (B \times D)$ kreuzen, die vier Kombinationen $I \times I$, $I \times II$, $II \times I$ und $II \times II$ erhalten; ganz entsprechend in den anderen derartigen Verbindungen. $I \times I$, $II \times II$ haben beiderseits gleichartige Hemmungsgene, $I \times II$ und $II \times I$ nicht; wir erhalten also zur Hälfte sterile Kombinationen; stellen wir aber ungleichseitige Verbindungen her, so erhalten wir z. B. bei $(A \times D) \times (B \times C)$ oder $(A \times C) \times (B \times D)$ nur $\frac{1}{4}$ sterile Verbindungen, da nur in einem der vier Fälle beiderseits gleiche Hemmungsgene aufeinandertreffen.

Durch all diese Befunde war nun zunächst die Frage, auf welche die ganze Arbeit aufgebaut war, beantwortet: Wenn gleichartige Verbindungen wie $(B \times D) \times (B \times D)$, $(A \times C) \times (A \times C)$ usw. miteinander gekreuzt werden, treffen dieselben Hemmungsfaktoren häufiger aufeinander, als wenn verschiedenartige Verbindungen, wie $(A \times C) \times (B \times D)$, $(A \times D) \times (B \times C)$ usw. gekreuzt werden; im ersten Falle kommt es häufiger zu Kreuzungssterilität als im zweiten. Schon durch diese Ergebnisse wird eine kombinatorische Erklärung auch der Kreuzungssterilität bei *Veronica syriaca* außerordentlich nahegelegt.

Nun war es aber erwünscht, die kombinatorischen Verhältnisse durch weitere Kreuzungen noch näher zu prüfen. Obgleich mein Material zu

Tabelle 9.

 $(A \times D) \times (B \times D)$.1903 (1801, 26×120) \times 1902 (1801, 182×53).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—
2	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	—	0	+
3	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	—	—	+
4	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—
6	—	+	0	0	? ₁	+	+	+	0	—	s	—	—	0	—
7	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+	—
8	? ₂	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—
9	+	—	—	? ₃	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—
10	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—
11	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—	+
12	+	? ₄	+	+	+	—	+	—	—	—	+	+	—	+	+
13	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—	+	—	—	+
14	? ₅	0	0	0	+	+	+	—	—	—	0	0	—	0	+
15	+	+	—	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+
16	+	s	0	0	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
17	+	—	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+	+
18	+	s	0	0	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	—

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal + statt 0,

2 = 1 mal 0 " +,

3 = 1 mal + " 0,

4, 5 = 1 mal 0 statt +.

diesem Zwecke nicht mehr sehr vorteilhaft und die damals zur Verfügung stehende Zeit auch ziemlich beschränkt war,, so bin ich doch noch an die Arbeit gegangen und die angestellten Kreuzungen erbrachten noch besonders interessante Aufschlüsse über die kombinatorischen Verhältnisse. Ich stelle hier zunächst die eine der beiden Verbindungsgruppen, die ich ausführen konnte, zusammen (s. Tabelle 9, S. 173).

Wir lassen dann gleich die gruppenweise Gegenüberstellung, wie vorher folgen und erhalten:

AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD
1903	1902	1903	1902	1903	1902	1903	1902
I	I	I	II	II	I	II	II
1	1	1	2	2	1	2	2
5	5	5	3	3	5	3	3
7	6	7	4	4	6	4	4
8	7	8	9	6	7	6	9
10	8	10	11	9	8	9	11
11	10	11	12	14	10	14	12
12	15	12	13	16	15	16	13
13	16	13	14	18	16	18	14
15	17	15	18		17		18
17		17	19				19
20		20	20				20
+		+		+		0	

Wir finden auch hier zwei Gruppen, welche steril miteinander sind, es sind die beiden Gruppen II von 1902 und 1903; die übrigen Gruppen sind fertil untereinander. Bemerkenswert ist aber, daß Gruppe II von 1902 steril mit II von 1903 ist, während Gruppe I von 1902 steril mit I von 1909 war und Gruppe I von 1903 mit Gruppe II von 1904. Es blieben dann noch 1904 Gruppe I und 1909 Gruppe II übrig, von denen wir annehmen wollen, daß sie ebenfalls steril miteinander seien, wenngleich die Verbindung nicht ausgeführt wurde.









Nehmen wir nun an, daß den zu Kreuzungssterilität führenden Gruppen je ein gemeinsamer Hemmungsfaktor zukommt und bezeichnen wir diese Hemmungsfaktoren mit griechischen Buchstaben, so erhalten wir:

α	β	γ	δ
1903, II	1903, I	1909, I	1904, I
1902, II	1904, II	1902, I	1909, II.

Daraus ergäbe sich dann wieder der Aufbau der einzelnen Verbindungen

1902	1903	1904	1909
$B \times D$	$A \times D$	$B \times C$	$A \times C$
I II	I II	I II	I II
$\gamma \alpha$	$\beta \alpha$	$\delta \beta$	$\gamma \delta$

Setzen wir nun diese Buchstaben in unsere Kreuzungen ein, so erhalten wir unter der Bedingung, daß bei Zusammentreffen der beiderseits gleichen Gameten Kreuzungssterilität, bei Zusammentreffen beiderseits verschiedener Kreuzungsfertilität zustande kommt, die folgenden Ergebnisse.

1903 \times 1903 ($A \times D$) \times ($A \times D$)	1902 \times 1902 ($B \times D$) \times ($B \times D$)	1909 \times 1909 ($A \times C$) \times ($A \times C$)	1904 \times 1904 ($B \times C$) \times ($B \times C$)
 $\beta \alpha \alpha \beta$ 0 0 + +	 $\gamma \gamma \alpha \alpha \gamma \alpha$ 0 0 + +	 $\gamma \gamma \delta \delta \gamma \delta$ 0 0 + +	 $\delta \delta \beta \beta \delta \beta$ 0 0 + +
1902 \times 1909 ($B \times D$) \times ($A \times C$)	1903 \times 1904 ($A \times D$) \times ($B \times C$)	1903 \times 1902 ($A \times D$) \times ($B \times D$)	1904 \times 1902 ($B \times C$) \times ($B \times D$)
 $\gamma \gamma \gamma \delta \alpha \gamma \alpha \delta$ 0 + + +	 $\beta \delta \beta \beta \alpha \delta \alpha \beta$ + 0 + +	 $\beta \gamma \beta \alpha \alpha \gamma \alpha \alpha$ + + + 0	 $\delta \gamma \delta \alpha \beta \gamma \beta \alpha$ + + + +

Wie man sieht, entsprechen die Ergebnisse durchaus den Erwartungen, soweit unsere bisherigen Untersuchungen reichen. 1904 \times 1902 hatten wir aber noch nicht angeführt. Es war nun natürlich besonders interessant, ob hier wirklich lauter fertile Kombinationen auftraten wie der Ansatz verlangt. Ich habe diese Kreuzung allerdings bislang nur in noch unvollkommener Weise ausgeführt: dennoch ist nach der folgenden Übersicht kaum zu bezweifeln, daß das nach unseren Ableitungen zu erwartende Ergebnis, allgemeine Kreuzungsfertilität, erzielt wurde. Die wenigen 0-Kombinationen dürften auch hier Fehler irgendwelcher Art, wie in den vorausgehenden Tabellen darstellen.

Wir führen zunächst das Tafelschema an¹⁾:

Tabelle 10.

 $(B \times C) \times (B \times D).$
 $1904 (1801, 182 \times 174) \times 1902 (1801, 182 \times 53).$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—
2	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
3	+	—	s	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+
4	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—
5	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—
6	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
7	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—
8	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—
9	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—
10	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	+	+	+	? ₁	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+
13	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—
14	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—
15	+	+	+	? ₂	+	s	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+

Zweifelhafte Fälle: 1, 2 = 1 mal 0 statt +.

 $(B \times D) \times (B \times C).$
 $2104 (1801, 89 \times 21) \times 2107 (1801, 62 \times 28).$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	s	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+	—	+
4	+	+	+	+	—	+	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—
5	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	—	+
6	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

¹⁾ Ein 1921 angestellter kleiner Kontrollversuch bringt die vollkommene Bestätigung der früheren Ergebnisse.

Auf Grund von Tabelle 10 müßten wir dann die folgenden Gruppen haben:

BC	BD	BC	BD	BC	BD	BC	BD
1904	1902	1904	1902	1904	1902	1904	1902
I	I	I	II	II	I	II	II
1	1	1	2	4	1	4	2
2	5	2	3	6	5	6	3
3	6	3	4	7	6	7	4
5	7	5	9	9	7	9	9
8	8	8	11	12	8	12	11
10	10	10	12	13	10	13	12
15	15	15	13	14	15	14	13
	16		14		16		14
	17		18		17		18
			19				19
			20				20
+		+		+		+	

Nach diesen Darlegungen ist wohl nicht mehr zu bezweifeln, daß kombinatorische Vorgänge bei dem Zustandekommen der Kreuzungssterilität eine wichtige Rolle spielen. Wir verkennen indessen durchaus nicht, daß die obige Ableitung noch nichts Endgültiges darstellen kann; vor allem trägt sie noch nicht in vollem Umfange gametischen Gesichtspunkten Rechnung, auch bietet sie noch keine ausreichende Erklärung der ursprünglichen Gruppen A—D. Andererseits entspricht sie den Versuchsdaten z. T. in so überraschender Weise, daß ich zu ihrer Darstellung berechtigt zu sein glaubte.

Ich habe weitere Kreuzungen vorbereitet und hoffe dann in diese Vorgänge noch tiefer eindringen zu können.

Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl.

II. Die Entstehung und das Schicksal der epidermalen Pigmentträger.

Von Werner Schnakenbeck.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung	179
B. Geschichtliches	181
C. Eigene Untersuchungen	183
1. Material und Methoden	183
2. Untersuchungen am konservierten Material	185
a) Primäres Pigment und pigmentierte Epidermiszellen	185
b) Verästelte Pigmentzellen der Epidermis	188
c) Formen der Pigmentzellen	194
d) Teilung der Pigmentzellen	195
e) Pigmentbildungsfähigkeit der Epidermis	199
3. Untersuchungen am überlebenden und lebenden Objekt	200
a) Das überlebende Gewebe	201
b) Das lebende Objekt	203
aa) Schicksal der pigmentierten Epidermiszellen	204
bb) Lageveränderungen	210
cc) Unterschiede zwischen der dunklen und der hellen Rasse	213
dd) Die die Pigmententwicklung beeinflussenden Faktoren	217
D. Zusammenfassung	221
E. Literaturverzeichnis	224

A. Einleitung.

Vor einigen Jahren hat Pernitzsch (45) als erster die Frage nach den morphologischen und physiologischen Ursachen der Rassenunterschiede der dunklen und hellen Axolotlrassen untersucht, also eine entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse bei diesem Objekt in Angriff genommen. Er hat sich dabei im wesentlichen auf das Verhalten der korialen Pigmentzellen beschränkt und sich vor allen Dingen die Frage vorgelegt, ob der verschiedene Pigmentgehalt der beiden Rassen dadurch zustande kommt, daß die Pigmentbildungsfähigkeit verschieden ist, oder ob der Unterschied in einer Abweichung an Zahl und Größe der Pigmentzellen besteht, oder ob schließlich eine verschiedene Reizbarkeit der Chromatophoren vorliegt.

Die Resultate, zu denen Pernitzsch auf Grund seiner Untersuchungen kommt, lauten dahin, daß zunächst eine verschiedene Verteilung der Pigmentzellen bei den schwarzen und hellen Axolotllarven festzustellen ist, die neben der verschiedenen Pigmentmenge (d. h. der verschiedenen Anzahl der Pigmentzellen) die Verschiedenartigkeit der Zeichnung bestimmt; daß ferner sich verschiedene Chromatophorentypen finden, die der einen Rasse eigentümlich sind und der anderen fehlen: sodann, daß die Fähigkeit zur Pigmentabscheidung bei schwarzen und hellen Tieren nicht verschieden, dagegen die Zahl der Chromatophoren bei den schwarzen Larven größer als bei den hellen ist; und schließlich, daß wahrscheinlich auch die Durchschnittsgröße der Pigmentzellen bei schwarzen Tieren die bei hellen übertrifft.

Als Ursachen für diese Unterschiede nimmt er an, „daß der partielle Albinismus der Axolotl auf einer Entwicklungshemmung beruht, welche die Wachstums- und Teilungsgeschwindigkeit der Pigmentzellen verlangsamt, so daß die durchschnittliche Größe und die Zahl der Zellen geringer bleibt als bei den schwarzen“. Als Hauptunterschied der beiden Rassen sieht er jedenfalls eine entwicklungsmechanische wachstumsphysiologische Verschiedenheit an, die wiederum in letzter Linie durch chemische und physiologische Vorgänge beeinflusst wird.

Damit ist der Gegenstand noch nicht erschöpft, denn Haecker (22) konnte später nachweisen, daß bei den Axolotlembryonen Stellen regster Teilungstätigkeit auftreten, die gürtelartig von der Dorsalseite zur Ventralseite verlaufen und in Abstand und Breite ungefähr der schwarzgelben Querzeichnung bei schwarzen Larven, bezw. den Punktflecken bei weißen Larven entsprechen. So wird also zunächst die typische Zeichnung zu einer spezifischen Wachstumsordnung der Haut in Beziehung gebracht. Ferner hat Haecker seine Aufmerksamkeit den Vorgängen innerhalb der Epidermis geschenkt, und zwar zunächst den bei schlüpfreifen Embryonen vielfach reihenförmig angeordneten „pigmentierten Epidermiszellen“. Hierunter versteht man runde, fortsatzlose, durch ihren Gehalt an Dotter und Pigment von der Umgebung sich abhebende Epidermiszellen. Die Menge der Plasmaeinschlüsse ist sehr verschieden, so daß Haecker danach Dotterzellen, Dotterpigmentzellen und blasse Zellen unterscheidet. Diese pigmentierten Epidermiszellen — embryonale Ektodermzellen nach Schapitz (50) — betrachtet Haecker als „zurückgebliebene, in der Teilung verzögerte Ektodermzellen früher Entwicklungsstadien“. Er knüpft daran die Vermutung, ob sich diese Zellen nicht später zum Teil zu epidermalen Pigmentzellen umwandeln, wie es bereits von anderen Autoren (Jarisch, Meirowsky u. a.) behauptet worden ist, und ob nicht die äußerlichen Rassenunterschiede zum Teil auch in einem verschiedenen Verhalten und Schicksal dieser Zellen begründet sind.

Es handelt sich nun darum, diese letzten Beobachtungen an Hand eines vollständigen Materials und mit neuen Methoden zu prüfen und zu ergänzen und auf verschiedene sich daran anknüpfende Fragen näher einzugehen, um womöglich zu endgültigen Ergebnissen bezüglich der histogenetischen Unterschiede zwischen der schwarzen und weißen Rasse zu kommen.

Aufgabe dieser Arbeit soll es daher nicht sein, das ganze Pigmentproblem zu behandeln, als vielmehr die spezielle, aus dem oben Gesagten sich ohne weiteres ergebende Frage nach dem Ursprung der epidermalen Pigmentzellen. Sind die in der Epidermis liegenden Chromatophoren dort autochthone Gebilde, oder sind sie aus dem Korium dorthin eingewandert? Was ist insbesondere das Schicksal der pigmentierten Epidermiszellen der beiden Rassen, gehen sie zugrunde, oder wachsen sie zu verzweigten Pigmentzellen aus?

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Haecker, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gegeben

hat, meinen Dank aussprechen für die freundlichen Unterweisungen und die rege Unterstützung, sowie für die Überlassung reichlichen Materials. Ebenso danke ich Herrn Professor Brüel für sein Interesse und seine Ratschläge. Ferner möchte ich auch Herrn Professor Japha und Dr. Alverdes danken für ihre Hinweise auf Literatur und Methoden.

B. Geschichtliches.

Die Fragestellung, welche zu dieser Untersuchung geführt hat, stellt uns unmittelbar vor das Problem nach Art und Herkunft des Hautpigmentes, das man schon seit vielen Jahrzehnten zu beantworten versucht hat, und das, wie bekannt, zu einer ungeheuren Literatur geführt hat. Es sei in dieser Hinsicht auf die zwei umfassenden Zusammenstellungen von Fuchs (19) und Meirowsky (37) verwiesen. Hier sollen nur ganz kurz die einzelnen Theorien erwähnt werden unter Hinzufügung der neuesten Autoren, beides soweit die Ergebnisse und Ansichten für die vorliegende Aufgabe von Bedeutung sind. Von älteren Hypothesen kommen in Betracht:

1. Die Immigrationstheorie (Aeby, Karg, Rosenstadt): Alles Pigment ist korialen Ursprungs, das Pigment der Epidermis ist dorthin aus dem Korium eingewandert.
2. Die Infiltrationstheorie (Ehrmann): Durch Ausläufer korialer Chromatophoren wird das Pigment in die Interzellularspalten der Epidermis entsandt und gelangt so in die Epithelzellen.
3. Autochthone Entstehung der epidermalen und korialen Pigmentzellen (Jarisch, Schwalbe, Grund, Kreibich, Loeb u. a.).
4. Emigrationstheorie (Kodis, Winkler, Br. Bloch): Nur die Epidermis bildet Pigment und gibt es an das Korium ab.

Von neueren Autoren sind besonders die auf verschiedene Einzelfragen sich beziehenden Ergebnisse von Ballowitz (8), Meirowsky (37), W. J. Schmidt (52) und Br. Bloch (9) zu erwähnen. Von Ballowitz und Schmidt sind neuerdings auch die Vorgänge bei der Ballung des Pigmentes unter der Wirkung irgendwelcher (äußerer oder innerer) Reize genauer untersucht worden. Früher wurde allgemein eine amöboide Formveränderung der Pigmentzellen angenommen (Fischel, Flemming, Solger u. a., in neuerer Zeit Hooker [25]). Schmidt und Ballowitz vertreten dagegen den Standpunkt der intrazellulären Körnchenströmung.

Als Beweis für die relative Formbeständigkeit der Pigmentzellen wird angegeben daß einerseits bei geballtem Pigment körnchenfreie Fortsätze färberisch dargestellt werden können, daß ferner die Zellen bei wieder eingetretener Ausbreitung des Pigments genau ihre ursprünglichen Formen annehmen. Weiterhin sehen die Fortsätze während der

Ballung wie „querabgeschnitten“ aus, und einzelne Pigmentkörnchen und -reihen bleiben abgetrennt von der Hauptmasse in dem Raum der ursprünglichen Ausläufer liegen. Schmidt gibt allerdings zu, daß eine amöboide Bewegungsfähigkeit bei Jugendformen möglich sei, und daß weiterhin nach erfolgter Ballung des Pigments die Fortsätze späterhin auch noch eingezogen worden könnten.

Nun hat Ballowitz (5) an Fischen (Gobiiden) den Nachweis erbracht, daß hier Ballung und Ausdehnung des Pigments auf intrazellulärer Körnchenströmung beruht. Auf Grund seiner Untersuchungen kam er zu der Theorie der „Kanälchenstruktur“ der Chromatophoren, d. h. zu der Annahme, daß die Zellen von einem System radiärer Kanälchen durchzogen sind, in denen sich die Pigmentkörnchen bewegen. Wegen der relativen Unabhängigkeit von Pigmentanordnung und Zellformen voneinander unterscheidet Ballowitz „Zellarme“ und „Pigmentarme“ in der Weise, daß er als „Zellarme“ die Ausläufer der Pigmentzellen bezeichnet, unabhängig davon, ob sie Pigmentkörnchen enthalten oder nicht, wohingegen er unter „Pigmentarmen“ die in den Zellfortsätzen befindliche zusammenhängende Masse der Pigmentkörnchen versteht.

Meirowsky (37) kam in seiner Monographie über die Pigmententwicklung in der regenerierenden und embryonalen Haut in ähnlicher Weise wie Jarisch zu dem Schlusse, daß das Pigment sowohl in der Epidermis als auch in der Kutis entsteht, und daß die Pigmentzellen beider Schichten voneinander unabhängige Gebilde sind. An einer Reihe von Übergangsbildern zeigt er, daß sich die verzweigten Pigmentzellen allmählich aus gewöhnlichen Epidermiszellen bilden.

Auf die spezielle Auffassung von Meirowsky, wonach sich das epidermale Pigment aus bestimmten, dem Kern entstammenden Körnchen („rote oder pyrenoide Substanz“) bilde, sei hier nur kurz hingewiesen. Eine ähnliche Annahme hat übrigens schon Jarisch gemacht.

Der vierte der oben genannten Autoren, Bloch (9), sucht die Pigmententstehung auf physiologischem Wege zu lösen und zwar durch die Dopareaktion (Dopa = Dioxypheylalanin). Er kommt zu dem Ergebnis, daß die Pigmentbildung auf einem enzymatischen Oxydations- und Kondensationsprozeß beruht. Als das bewirkende Ferment sieht er die Dopaoxydase an. Das Vorhandensein dieses Fermentes stellt er dadurch fest, daß es fermenthaltigen Hautschnitten zugesetztes Dioxypheylalanin oxydiert.

Aus seinen Untersuchungen mit der „Dopareaktion“ folgert Bloch, daß nur die Epidermis zur Bildung von Pigment fähig ist, und daß das Pigment der Kutis der Epidermis entstammt. Die Pigmentzellen der Kutis sind nach ihm nur „Chromatophoren“ (Kreibich), d. h. Pigmentträger. Der Pigmentgehalt der Epidermis befindet sich in ständigem Wechsel, indem sie nach oben und unten Pigment abgibt, die Chromatophoren aber sind die „Regulatoren des Pigmentstoffwechsels“. Die Pigmentzellen der Epidermis sind demnach „Melanoplasten“ (Kreibich), d. h. Pigmentbildner.

Auch Bloch unterscheidet wie auch andere Autoren (Jarisch, Meirowsky usw.) zwei Arten von epidermalen Pigmentzellen, solche mit und solche ohne Ausläufer. Die Ansicht, daß die eine Zellart aus der andern entstehe, ist bereits von vielen Autoren geäußert (Jarisch, Loeb, Grund, Winkler, Meirowsky u. a.). Nach ihnen sind die epidermalen Pigmentzellen funktionell differenzierte Epithelzellen, und zwar sind alle Epidermiszellen pigmentbildungsfähig, besonders aber die der Basalschicht.

Bloch kommt dann auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen zu dem Schluß, daß man mit dem Namen „Melanoplasten“ im wesentlichen „eine morphologisch, nicht

funktionell“ (besser wohl: potentiell) „differenzierte Abart der gewöhnlichen Epidermis- (Basal-) Zelle bezeichnet. Dabei ist allerdings zuzugeben, daß diesen Zellen zum Unterschied von den gewöhnlichen Epithelzellen fast stets ein höherer Grad von Pigmentbildungsvermögen (starke Dopareaktion), d. h. ein großer Gehalt an Dopaoxydase innewohnt, und daß sie hauptsächlich, wenn auch nicht immer, aus den gewöhnlichen Epithelzellen sich dann entwickeln, wenn die Pigmenterzeugung aus irgend einem Grunde eine besonders aktive ist“.

Während also Bloch die Fähigkeit zur Pigmentbildung nur der Epidermis zuspricht, Meirowsky hingegen außer der Epidermis auch dem Korium, ist Schmidt (51) auch der Ansicht, daß für die Reptilien die Körnchenbildung zwar beiden Hautschichten zukommt, daß aber die Mehrzahl der epidermalen Melanophoren in die Kutis auswandert. Als Grund für diese Auswanderung nimmt er ungünstige Ernährungsverhältnisse infolge Verhornung und Austrocknung an.

C. Eigene Untersuchungen.

Unsere Frage lautet also: Sind die in der Epidermis liegenden, mit Ausläufern versehenen Pigmentzellen autochthone Gebilde der Epidermis, oder sind sie eingewanderte Elemente? Was ist das Schicksal der bei Amphibienlarven in der Epidermis liegenden abgerundeten, pigmenthaltigen Zellen? Entstehen wirklich aus diesen fortsatzlosen Zellen durch Umwandlung verästelte Pigmentzellen, wie dies bereits von zahlreichen Autoren (Jarisch, Post, Grund, Meirowsky, Haecker u. a.) behauptet worden ist, und verhalten sich in dieser Hinsicht die beiden Rassen verschieden?

Die erstgenannten, mit Fortsätzen versehenen Zellen, sollen in den weiteren Ausführungen als „epidermale Pigmentzellen“ bezeichnet werden, die abgerundeten, fortsatzlosen Zellen dagegen als „pigmentierte Epidermiszellen“. Benennungen, die außer von einigen älteren Autoren, auch von Haecker, Schapitz und Pernitzsch angewandt werden.

1. Material und Methoden.

Als Objekt, an dem ich meine Untersuchungen anstellte, benutzte ich das Axolotl, von dem mir reichliches Material aus den Zuchten des Halleschen Zoologischen Institutes zur Verfügung stand, und zwar untersuchte ich sowohl Embryonen aller Stadien, wie auch Larven und die Haut erwachsener Tiere. Allerdings besteht beim Axolotl für die Untersuchung nach der Herkunft des Pigmentes die Schwierigkeit, auf die bereits Ehrmann in seinen Kontroversen mit Jarisch hingewiesen hat, daß nämlich das Axolotl originär pigmentierte Eier hat. Alle

Furchungszellen und alle Zellen der späteren Embryonalstadien sind mit dem primären von der Mutter direkt übertragenen Pigment angefüllt. Für die Untersuchung nach dem ersten Auftreten des sekundären, d. h. im Laufe der embryonalen Entwicklung gebildeten, Pigmentes besteht allerdings darin eine bedeutende Schwierigkeit. Für die Frage nach der Bildung verästelter Zellen ist diese originäre Pigmentierung jedoch weniger von Bedeutung.

Als Bezeichnung für die einzelnen Entwicklungsstadien benutze ich die Einteilung nach van Bambeke (aus O. Hertwig: Handbuch d. Entw.-Gesch. I, 2, S. 64). Ich fixierte nun Embryonen vom Stadium X an, indem ich täglich verschiedenen Zuchten je einige Exemplare entnahm, und verfolgte dann die Entwicklung bis zu den Larven, die bereits längere Zeit ausgeschlüpft waren. Von den fixierten Tieren fertigte ich Schnittserien an von 10 bis 20 μ Dicke. Ich halte dünnere Schnitte für diese Untersuchungen für weniger zweckmäßig, da die großen Pigmentzellen dadurch in zu viele Teile zerlegt werden.

Neben Schnittserien fertigte ich aber auch Flächenpräparate an, die bedeutend bessere Bilder der Zellformen und ihrer Entwicklung geben, indem ich die Haut frei präparierte. An frisch konserviertem Material ist dies, besonders bei den Embryonen, sehr schwierig, z. T. sogar unmöglich, leichter gelingt es aber an fixiertem und in Alkohol längere Zeit gehärtetem Material. Man kann dann das hart und spröde gewordene darunter liegende Gewebe mit Präpariernadeln leicht entfernen.

Als Fixierungsmittel benutzte ich neben Zenker, Flemming, Sublimatalkohol, abs. Alkohol besonders das Gemisch nach Carnoy (6 Teile abs. Alkohol, 3 Teile Chloroform, 1 Teil Eisessig). Ich ließ diese Lösung etwa 10 Minuten wirken, und erhielt so stets gute Bilder ohne irgendwelche Schrumpfung. Zur Färbung verwandte ich anfangs besonders Hämatoxylin (Del.), später ausschließlich die von Meiwowsky (37) angegebene Färbungsmethode mit dem Gemisch nach Pappenheim-Unna (Methylgrün 0,15; Pyronin 0,25; Alkohol abs. 2,5; Glyzerin 20,0; Aqua carbolisata $\frac{1}{2}$ % ad 100,0). Die kalt angewandte Farblösung (Meirowsky, 1918, S. 82 ff.) liefert sehr gute Bilder.

Das überlebende Gewebe beobachtete ich in physiologischer Kochsalzlösung oder in einem von Oppel (42) angegebenen Gemisch von Ringerscher Lösung und Leitungswasser (1:1). Ich benutzte zu meinen Beobachtungen Stücke vom Rückensaum halberwachsener Tiere und Schwanzenden von Larven und Embryonen. Die Dicke der Gewebe gestattete allerdings nur die Anwendung mittlerer Vergrößerungen.

Mehr Schwierigkeiten bereitete die Beobachtung lebender Tiere. Da es darauf ankam, die Tiere längere Zeit hindurch jeden Tag zu beobachten, mußte auf ihr Wohlbefinden besondere Rücksicht genommen werden, da die zarten Embryonen und Larven sehr empfindlich sind. Nach verschiedenen erfolglosen Versuchen, die Tiere in einem „Wachsschuh“¹⁾ oder durch Watte auf einem hohlgeschliffenen Objektträger zu untersuchen, blieb als einzige Möglichkeit übrig, die Tiere ohne Bedeckung auf einen hohlgeschliffenen Objektträger zu legen, wodurch es ermöglicht wurde, auch andere Körperstellen als den Schwanz, wie Rückensaum und Kopf, zu beobachten. Die Tiere lagen

¹⁾ Vgl. R. Groß, Arch. f. Zellforsch. XIV, 3 H., 1916, S. 279.

so verhältnismäßig ruhig. Wenn ich hierbei auch auf die Anwendung stärkerer Vergrößerung verzichten mußte, so genügte das Verfahren doch zur Feststellung der Formveränderung der großen Zellen durchaus.

Von jedem der zu untersuchenden Tiere wurden dann einige Zellen, besonders pigmentierte Epidermiszellen skizziert, die durch ihre Lagebeziehung zu irgend einem festen Punkt (After, Auge, Muskelsegment, Gefäß) oder zu einer Pigmentzellengruppe gekennzeichnet waren. Die Formveränderungen solcher Zellen verfolgte ich von Tag zu Tag, indem ich jedesmal Zeichnungen von den Zellen anfertigte.

Nicht nur normal geschlüpfte Larven untersuchte ich auf diese Weise, sondern auch Embryonen, die ich aus der Eihülle herauspräparierte. Diese entwickelten sich größtenteils auch frei im Wasser zu normalen Larven.

2. Untersuchungen an konserviertem Material.

a) Primäres Pigment und pigmentierte Epidermiszellen.

In den jüngsten Embryonalstadien findet man in allen Zellen feine Körnchen diffus verteilt. Es handelt sich hier um das primäre Pigment, das das Ei von der Mutter mit übernommen hat. Nicht nur in den Zellen der Haut, sondern auch in den Zellen der übrigen Gewebe ist dieses primäre Pigment gleichmäßig verteilt. Oft erscheint es in Flächenpräparaten in Form eines feinen Maschenwerkes angeordnet, weil offenbar, wie schon Ehrmann fand, das Pigment an den Zellwänden dichter gelagert ist als weiter einwärts. Dies erhellt besonders aus Schnittbildern¹⁾, wo die oberflächlich getroffenen Zellen dunkler pigmentiert erscheinen als die in Höhe des Kernes durchschnittenen.

Die erste Differenzierung von Epidermiszellen tritt dann in der Weise auf, daß sich einige Zellen durch besonders starke, offenbar sekundäre Pigmentierung von ihrer Umgebung abheben. Hier haben wir es mit dem ersten Auftreten der pigmentierten Epidermiszellen zu tun (Fig. 1). Die Zeit, in der diese Entwicklung auftritt, ist etwa

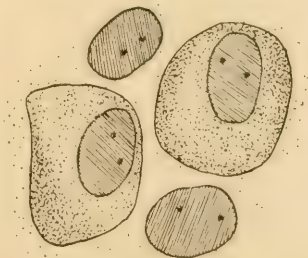


Fig. 1.
Flächenpräparat einer Embryonenhaut vom Stad. XII. Zwischen den Epidermiszellen mit diffusem primärem Pigment liegen pigmentierte Epidermiszellen.

¹⁾ Auf die Wiedergabe von Figuren mußte ich in diesem wie in vielen anderen Fällen wegen der bestehenden Druckschwierigkeiten verzichten.

das Stadium XII oder XIII (Streckung des Embryos und erste Kiemenanlegung). Wie sich indessen auch weiterhin zeigen wird, geht die Entwicklung von Pigmentzellen nicht streng parallel mit der Entwicklung der äußeren Form.

Gleichzeitig mit den pigmentierten Epidermiszellen, aber noch vor dem Erscheinen epidermaler Pigmentzellen, treten im Bindegewebe verästelte Zellen auf, die mehr oder weniger starke Pigmentierung zeigen. Sie unterscheiden sich von gewöhnlichen Bindegewebszellen, die in diesem Stadium durchweg mit primärem Pigment beladen sind, nur durch stärkere, wahrscheinlich sekundäre Pigmentierung. Ob es sich hier um Vorläufer der koralen Pigmentzellen handelt, möchte ich dahingestellt sein lassen, wie denn auch Schuberg (55) der Auffassung, daß die koralen Pigmentzellen umgewandelte Bindegewebszellen sind, entgegengetreten ist. Jedenfalls möchte ich bei den eben erwähnten verästelten Pigmentzellen des Bindegewebes noch nicht von koralen Elementen sprechen, da ein Korium in diesem Stadium noch nicht vorhanden ist (Jarischs Polemik gegen Ehrmann).



Fig. 2.

Pigmentierte Epidermiszelle aus einem Flächenpräparat mit großer Vakuole.

Man könnte nun vielleicht gegenüber der Annahme, daß die starke Pigmentierung einzelner Epidermis- und Bindegewebszellen sekundär entstanden ist, die Meinung vertreten, daß diese Zellen als besondere „Pigmentträger“ (Chromatophoren Krebichs) zu betrachten sind, die das primäre Pigment besonders festhalten oder sich mit dem primären Pigment beladen. Da aber bei Auftreten dieser „Pigmentträger“ eine Abnahme des primären Pigments im ganzen nicht festzustellen ist, so kann man wohl mit Sicherheit behaupten, daß es sich hier um das erste Auftreten des sekundären Pigments handelt.

Die Anhänger der Einwanderungs- und Einschleppungstheorie sprechen der Epidermis jede Fähigkeit selbständiger Pigmentbildung ab. Dann müßte man aber gerade in diesen Stadien, in welchen sich in der Epidermis erstmals stärkere Pigmentansammlungen feststellen lassen, Bilder finden, die diese Theorie stützen. Es ist mir aber nicht gelungen, in den erwähnten Stadien (XII und XIII), in denen in der Epidermis bereits pigmentierte Zellen auftreten, Anhaltspunkte zu finden, die auf eine Einwanderung oder Einschleppung hindeuten könnten.

Neben der starken Pigmentierung fallen die epidermalen Pigmentzellen noch durch den Dotterreichtum auf, der den der anderen Epidermiszellen in den späteren Entwicklungsstadien mehr und mehr überwiegt, was darauf beruht, daß der Dotter, der in den ersten Embryonalstadien alle Epidermiszellen ziemlich gleichmäßig erfüllt (Fig. 18), in den meisten pigmentierten Epidermiszellen noch lange erhalten bleibt, während er in den übrigen Zellen im Laufe der weiteren Entwicklung bald abgebaut wird.

An derartigen Zellen finden sich verschiedene Abstufungen von Zellen, die dicht mit Dotterplättchen angefüllt sind und kein als sekundäres Pigment aufzufassendes stärkeres Pigment führen, bis zu denen, die zwischen dem Dotter eine jedenfalls anfangs sehr starke Pigmentierung zeigen (Fig. 3). Haecker (22) hat demgemäß unter den pigmentierten Epidermiszellen „Dotterzellen, Dotterpigmentzellen, blasse Zellen“ unterschieden und in ähnlicher Weise wie schon vorher Schapitz (50) die Annahme ausgesprochen, daß alle diese Zellen „zurückgebliebene, in der Teilung verzögerte Ektodermzellen früher Entwicklungsstadien darstellen“ (s. unten).

Im Präparat erscheinen die Dotterplättchen ganz verschieden, entweder als gefärbte (bei Hämatoxylinfärbung violette) Schollen (Fig. 3, 8) oder als vakuolenartige helle Bläschen (Fig. 4, 10). Die Ursache für diese Verschiedenheiten könnte einmal in der Wirkung der Fixierungs- oder Färbflüssigkeiten liegen, dann aber auch in einer verschiedenen Beschaffenheit des Dotters, der vielleicht durch mehr oder weniger fortgeschrittenen Abbau eine chemische Veränderung erfahren hat.

Zum Schluß noch eine Bemerkung über die Anordnungsverhältnisse der pigmentierten Epidermiszellen. Haecker (22) hat vielfach eine schachbrettartige Anordnung der pigmentierten Epidermiszellen beobachtet. Auch an einigen meiner Präparate konnte ich eine ähnliche besondere Gruppierung der pigmentierten Epidermiszellen feststellen.

Auch habe ich ganze Reihen dicht pigmentierter Epidermiszellen (Fig. 11a) aufgefunden. Es liegt sehr nahe anzunehmen, daß die Zellen

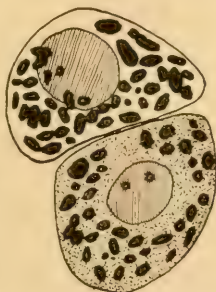


Fig. 3. Zwei nebeneinander liegende Epidermiszellen aus einem Flächenpräparat. In der einen nur Dotterplättchen, in der anderen außerdem starke Pigmentierung.

einer solchen Reihe Abkömmlinge einer Mutterzelle sind. Wir hätten dann hier Fälle vor uns, in welchen im Gegensatz zu anderen Beobachtungen mit der Aufteilung der pigmentierten Epidermiszellen keine Entpigmentierung verbunden ist.

Haecker (1916, S. 467, 1918, S. 214) nimmt für die hellen Larven an, daß die „blassen Zellen durch äquale oder differenzierende Teilungsakte aus anderen pigmentierten Epidermiszellen entstehen, und daß im Verlauf dieser Teilungen die Dotter- und Pigmentkörner allmählich aufgebraucht werden“. Als Beleg für diese Annahme bildet Haecker Zellen von „flaschenförmiger Gestalt“ ab, „welche paarweise zusammenhängen“. Zum Teil enthalten noch beide miteinander zusammenhängende Zellen Dotter und Pigment, z. T. steht eine pigmentierte Epidermiszelle auf diese Weise mit einer gewöhnlichen Epithelzelle in Verbindung. Offenbar können also pigmentierte Epidermiszellen ent-



Fig. 4. Pigmentierte Epidermiszelle mit kleinen runden und ovalen Vakuolen.



Fig. 5. Pigmentierte Epidermiszelle, der eine Pol lang ausgezogen.

weder sich durch ständige Teilung ohne Neubildung von Pigment bezw. unter Verbrauch und Aufteilung desselben zu gewöhnlichen pigmentlosen Epithelzellen umwandeln, oder, worauf die oben erwähnten Reihen hinweisen, trotz reger Teilung zunächst ihren ursprünglichen Charakter bewahren, indem der durch die Teilung hervorgerufene Verlust am Pigment durch ständige Neubildung wieder ausgeglichen wird. Soweit ich sehe, scheint bei jüngeren Embryonen gleichzeitig mit einer regen Teilung noch eine ständige Neubildung von Pigment zu erfolgen, während bei älteren Embryonen oft eine derartige Neubildung unterbleibt, so daß hier die pigmentierten Epidermiszellen durch fortgesetzte Teilung großenteils zu gewöhnlichen Epithelzellen umgewandelt werden.

b) Verästelte Pigmentzellen der Epidermis.

Wie oben erwähnt, treten verästelte Pigmentzellen im Bindegewebe früher auf als in der Epidermis. Es fragt sich nun, wie die verästelten Pigmentzellen der Epidermis entstehen. Wie die Entstehung des Pigmentes von den Autoren teils dem Korium, teils der Epidermis,

teils beiden zugesprochen wird, so herrscht auch über die Natur und Herkunft der Pigmentzellen große Meinungsverschiedenheit.

Die Ansicht, daß das Pigment, bezw. die Pigmentzellen in die Epidermis einwandern, wird von den Anhängern dieser Theorie damit begründet, daß sich bei Embryonen, Larven und erwachsenen Tieren zahlreiche Bilder finden, auf denen koriale Pigmentzellen Ausläufer tief in die Epidermis hineinsenden. Dies ist tatsächlich der Fall. Es findet aber bei meinem Objekt weder eine Verbindung von korialen Pigmentzellen mit Epidermiszellen statt (vergl. auch Schuberg), noch sprechen irgendwelche Bilder für die Annahme, daß aus den korialen Pigmentzellen Pigment in die Interzellularspalten austritt und dann von hier aus wieder durch Epidermiszellen aufgenommen wird. Es treten im Gegenteil in der Epidermis wohlausgebildete Pigmentzellen auch in Gegenden auf, wo auch in weiterer Entfernung keine Pigmentzelle des Bindegewebes ihre Ausläufer in die Epidermis entsendet, oder auch nur so nahe an sie heranhöhrt, daß man eine Infiltration annehmen könnte. Es müßte dann schon das eingeführte Pigment auf weite Strecken in den Interzellularspalten wandern, wofür ich keinerlei Anhaltspunkte finden konnte.

Die Tatsache, daß koriale Pigmentzellen Ausläufer in die Epidermis hineinsenden, wird an überaus zahlreichen Bildern bewiesen, und zwar nicht nur bei Embryonen (Fig. 12), sondern auch bei Larven und erwachsenen Tieren. Es wachsen offenbar die Ausläufer der Pigmentzellen dorthin, wo ihnen der geringste Widerstand entgegengesetzt wird. Die Grenzschicht zwischen Epidermis und Korium ist meist von einem derartigen dichten Netz von Pigmentzellen mit ihren Ausläufern angefüllt, daß für neu sich bildende Fortsätze als bequemster Weg für ihre Ausdehnung die weiten Interzellularräume der Epidermis sich darbieten.

Am stärksten findet man diese Erscheinung am Kopf und Nacken oberhalb des Zentralnervensystems ausgeprägt, die Körpergegend, an der die Bildung des Pigmentes und seiner Zellen am frühesten auftritt und auch am regsten ist. Man findet hier ein überaus dichtes Netzwerk korialer und epidermaler Pigmentzellen, so daß man die Zugehörigkeit von Ausläufern zu bestimmten Zellen kaum mehr feststellen kann.

Derartige Bilder könnte man, wie es in Wirklichkeit ja auch geschehen ist, sowohl als Ein- wie auch als Auswanderung der Zellen deuten. Die Erscheinung des Einwachsens von Ausläufern allein dürfte noch kein Beweis sein. Besonders an Stellen so regen Einwachsens,

wie ich sie oben erwähnt habe, müßte man doch wenigstens einige Bilder finden, auf denen der Zellkörper halb in der Epidermis, halb noch im Korium liegt, oder der Zellkörper bereits in der Epidermis, der eine Teil der Ausläufer hingegen noch im Korium. Es ist mir aber nie gelungen, derartige Bilder zu finden. Weiterhin sind diese Pigmentzellen des Bindegewebes im Verhältnis zu der bei den Embryonen noch sehr dünnen Epidermis so riesengroß, daß man sich schwer vorstellen kann, wie sie, zumal mit der Unmenge ihrer Ausläufer in der Epidermis Platz finden könnten. Entweder müßten sie sich dann auf einen ungeheuren Raum ausdehnen, oder sie müßten durch die Masse ihres Zellkörpers die Epidermis aufbauchen. Für beides konnte ich aber keine Belege finden.

Auch die riesenhaften Pigmentzellen, die durch das ganze Gallertgewebe zwischen den beiden Hautlamellen des Schwanzes hindurchgehen (vergl. Pernitzsch)¹⁾ senden vielfach noch beiderseits Ausläufer in die Epidermis (vergl. Pernitzsch). Von diesen Zellen ist wohl kaum eine Einwanderung anzunehmen.

Nach allen diesen Befunden halte ich eine Einwanderung der Pigmentzellen für wenig wahrscheinlich, und es erhebt sich zunächst die zweite Frage, ob vielleicht unpigmentierte Vorstufen der epidermalen Pigmentzellen aus dem Korium einwandern, wie dies z. B. Eberth angenommen hat. Auch Schuberg beschreibt „farblose Pigmentzellen“ beim Axolotl in den Lymphräumen des Korioms, die, wie die Melanophoren, Fortsätze in die Interzellularspalten der Epidermis entsenden. Schuberg betrachtet bekanntlich diese Zellen als Vorstufen von korialen Pigmentzellen.

Hier möchte ich aber der Ansicht von Pernitzsch beipflichten, der diese am konservierten Material beobachteten Zellen für Xanthophoren hält. Für die Annahme einer Einwanderung derartiger unpigmentierter Vorstufen habe ich keinerlei Anhaltspunkte gefunden.

Es bleibt also noch die Möglichkeit offen, daß die epidermalen Pigmentzellen aus Epidermiszellen hervorgehen, also autochthone Epidermisgebilde sind, zumal man in den epidermalen Pigmentzellen einen sehr verschiedenen Grad der Pigmentierung findet, Zellen mit fein verteilten Körnchen neben solchen, die dicht mit Pigment angefüllt sind, und dazwischen alle Übergangsstufen. Um Xanthophoren kann es sich

¹⁾ Die gleichen Zellen sind auch neuerdings von W. J. Schmidt (Anat. Anz. 53. Bd. Nr. 8/9. 1920. S. 230—239) als „Doppelsternchromatophoren“ beschrieben.

in diesem Fall nicht handeln, da diese ausschließlich Gebilde subepidermalen Gewebes sind.

Entweder können nun sämtliche Epidermiszellen das Vermögen haben, sich zunächst in pigmentlose verästelte Zellen umzuwandeln, die erst nachher Pigment speichern, oder man könnte mit Grund, Jarisch, Meirowsky, Winkler die verästelten epidermalen Pigmentzellen als umgewandelte pigmentierte Epidermiszellen betrachten. Nach der ersten Auffassung würden die verschiedenen Pigmentierungsstufen durch die allmähliche Ablagerung des Pigmentes erklärt werden, nach der zweiten damit, daß die Körnchen, ursprünglich auf den kleinen Raum der runden oder ovalen pigmentierten Epidermiszellen zusammengedrängt,

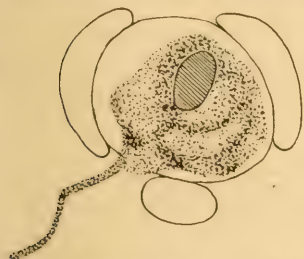


Fig. 6. Pigmentierte Epidermiszelle mit beginnender Bildung eines Ausläufers. Einlagerung in einer Höhle.

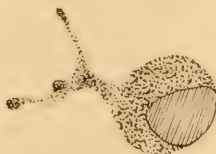


Fig. 7. Beginnende Gabelung eines Fortsatzes.

sich auf einen weiteren Raum verteilen, wenn eine solche Zelle nach allen Seiten Ausläufer entsendet.

Im ersten Falle wären also die farblosen verästelten Zellen Epidermiszellen, die erst nach diesem Auswachsen Pigment bildeten, während im Fall der Entstehung aus pigmentierten Epidermiszellen die Pigmentierung der Bildung von Ausläufern voranginge.

Die Anschauung Meirowskys (37), daß die Bildung verästelter Zellen aus pigmentierten Epidermiszellen durch einfaches Auswachsen von Fortsätzen erfolgt, finde auch ich in meinen Bildern bestätigt, und zwar sowohl am konservierten Material, als auch besonders am lebenden Material. Die ursprünglich runden oder ovalen pigmentierten Epidermiszellen (Fig. 2) fließen sozusagen nach einer oder mehreren Seiten aus (Fig. 4, 5, 6). Diese Fortsätze verlängern sich und bilden Seitenäste (Fig. 7, 9, 10), bis mehr oder weniger reich verzweigte Pigmentzellen

entstehen (Fig. 11). Durch diese Übergangsbilder¹⁾, wie auch Winkler und Meirowsky sie bringen, halte ich die Fähigkeit der pigmentierten Epidermiszellen zu verästelten Pigmentzellen auszuwachsen, für erwiesen. (Über die direkte Beobachtung am lebenden Tier siehe unten.)

Die bereits von Winkler beschriebenen Höhlungen, in denen diese Zellen liegen, habe auch ich bei fast allen Zellen gefunden (Fig. 6, 8, 10, 13, 14). Meines Erachtens ist schon diese Erscheinung als ein Beweis für die autochthone Entstehung der Pigmentzellen in der Epidermis anzusehen. Nimmt man eine Einwanderung bereits amöboider, mit verzweigten Pseudopodien versehener Pigmentzellen an, so ist es nicht

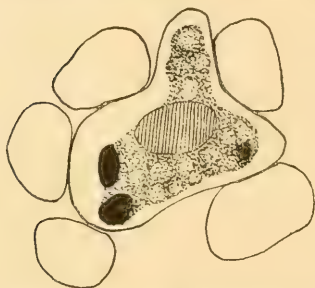


Fig. 8. Beginnende Ausläuferbildung. Einlagerung in einer Höhle. In der Zelle dunkle und helle Dotterplättchen.

verständlich, wie solche Höhlungen zustande kommen sollten. Bei einer autochthonen Entstehung aus rundlichen pigmentierten Epidermiszellen sind sie aber leicht dadurch zu erklären, daß die ursprüngliche runde Zelle die Höhlung voll ausfüllt, und daß, wenn die Fortsätze auswachsen, der Zelleib an Umfang abnimmt, so daß ein Hohlraum um die Zelle entsteht. Gegen einen durch die Konservierung künstlich bewirkten Schrumpfungsprozeß spricht zunächst der Umstand, daß breite in das benachbarte Gewebe sich erstreckende Teile der Pigmentzellen nicht geschrumpft sind (Fig. 10, 13, 14). Auch scheinen die Kernteilungen in späteren Phasen, in denen die Tochterzellen, wie auch am lebenden Objekt zu sehen ist, vollkommen getrennt sind, am leichtesten mit der Annahme vereinbar zu sein, daß die Zellen den Zellraum nicht ganz ausfüllen.

Diesen Hohlraum findet man nicht nur bei Larven, sondern auch bei erwachsenen Tieren. Also auch hier müssen die Pigmentzellen autochthon in der Epidermis entstanden sein. Da aber die pigmentierten Epidermiszellen nur bei Embryonen und jüngeren Larven vorkommen, müssen, wenigstens beim Erwachsenen, also auch gewöhnliche

¹⁾ Auf die Wiedergabe weiterer Bilder mußte ich wegen Druckschwierigkeiten verzichten.

Epidermiszellen die Fähigkeit haben, sich zu Pigmentzellen umzubilden,

Man findet nun in der Epidermis erwachsener Tiere in einem Hohlraum liegende Zellen mit schwachen Ausläufern und geringem Pigment¹⁾. Ihnen schließen sich andere Stadien an, bei denen die Zahl und Länge der Ausläufer wie auch die Stärke der Pigmentierung zunimmt. Diese führen dann über zu wohlausgebildeten Pigmentzellen. Wir dürften also in diesen Bildern die Bildung von Pigmentzellen bei erwachsenen Tieren vor uns haben (vergl. auch Hooker²⁾).

Winkler nimmt eine Auswanderung der Zellen aus den Höhlen an. Nach meiner Ansicht dürften die betreffenden Bilder so zu deuten sein, daß die Zellkörper teils bei den Wachstumsverschiebungen des ganzen Epithels, teils beim Auswachsen der Ausläufer mehr passiv zwischen die benachbarten Zellen gedrängt oder geschoben werden.



Fig. 9. Fortschreitende Bildung eines Fortsatzes.

nicht aber daß sie eine aktive Wanderung auf größere Strecken vornehmen. Die sehr bald gebildeten langen Ausläufer verankern nämlich sozusagen die Zellen in der Epidermis. Gegen eine wirkliche Wanderung und damit verbundene amöboide Bewegungsfähigkeit der Pigmentzellen, wie früher allgemein angenommen wurde, sind neuerdings berechtigte Bedenken erhoben worden (Ballowitz, Schmidt). Die endgültige Entscheidung aber, ob hier ein aktives Wanderungsvermögen vorliegt, kann nur die direkte Beobachtung am lebenden Objekt bringen (siehe unten).

Im Stadium XIII fand ich zuerst verästelte Zellen. Doch herrschen in dieser Beziehung auffallende Verschiedenheiten. Bei einigen Embryonen traten epidermale Pigmentzellen erheblich später auf, während die Pigmentzellen des Bindegewebes lange vorher gebildet waren. Vielleicht kommt bei diesen Unterschieden eine verschieden vererbte Veranlagung in Frage, insofern rein schwarze (homozygotische) Tiere die

¹⁾ Vgl. Anm. S. 192.

²⁾ Da mir die Arbeit Hookers nicht zur Verfügung stand, gebe ich diese Bedeutung nach einer Notiz bei Schmidt. Biol. Centralbl. Bd. 39. 1919.

epidermalen Pigmentzellen früher anlegen als solche, die von schwarzen und weißen Eltern bezw. Srecken stammen. Doch konnte ich hier keine endgültige Entscheidung bringen, da in diesem Jahre die rein schwarzen und rein weißen Zuchten nicht laichten und ich nur F_1 - und F_2 -Tiere aus den Kreuzungen von Schwarzen und Weißen bezw. Srecken zur Verfügung hatte.

Die epidermalen Pigmentzellen treten am frühesten und zahlreichsten an der oberen Kopfseite auf, besonders oberhalb des Gehirns bis in den Nacken hinein. In ähnlicher Weise treten dann im Rumpf Pigmentzellenherde auf, von denen aus eine Ausbreitung der Pigmentzellenbildung erfolgt (siehe unten).



Fig. 10. In Bildung begriffene epidermale Pigmentzelle, Einlagerung in einer Höhle.
In der Zelle helle Dotterplättchen.



Fig. 11.
Junge epidermale Pigmentzelle.

c) Form der Pigmentzellen.

Der Formenunterschied zwischen den korialen und epidermalen Pigmentzellen ist so groß, daß eine Verwechslung von beiden nicht möglich ist. Offenbar ist die Ursache der Verschiedenheit in der Art des umgebenden Gewebes zu suchen (siehe auch Schmidt und Schuberg). Im lockeren Bindegewebe ist eine viel reichere Verästelung möglich als in der Epidermis mit ihren großen festgefügtten Zellen. Hier können nur die Interzellularräume benutzt werden, so daß eine gewisse Regelmäßigkeit in der Verzweigung im Vergleich mit derjenigen der korialen Pigmentzellen zutage tritt. Immerhin ist die Größe und Ausdehnung auch der epidermalen Melanophoren sehr variabel.

An den Stellen regster Pigmentierung, wie am Kopf, nehmen die einzelnen Zellen oft mit ihren Ausläufern einen viel größeren Raum ein als z. B. am Schwanz. Speziell am Kopf entsteht so bei ganz jungen Larven der dunklen Rasse (bis zu 14—21 Tage nach dem Auschlüpfen) in der Regel ein ununterbrochenes Maschenwerk von Zellfortsätzen, bei älteren Larven auch an anderen Körperstellen, vor allem am Rückensaum und am dorsalen Schwanzsaum.

Daß das umgebende Gewebe formbestimmend mitwirkt, beweisen koriale Chromatophoren, die ihre Ausläufer in die Epidermis (Fig. 11) entsenden. Während die subepidermal liegenden Ausläufer ganz den Charakter der Fortsätze korialer Melanophoren zeigen, unterscheiden sich die in der Epidermis verlaufenden Ausläufer in keiner Weise von denen der epidermalen Chromatophoren.

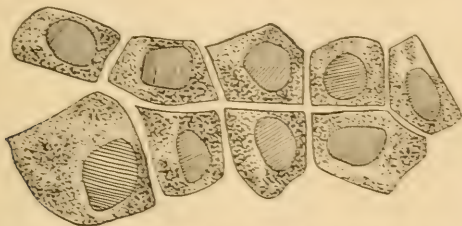


Fig. 11 a. Pigmentierte Epidermiszellen in regelmäßiger Anordnung aus einem Flächenpräparat eines Embryos vom Stadium XVI.

Auch unter den korialen Pigmentzellen treten Formverschiedenheiten auf, so daß Pernitzsch (45) (a. a. O. S. 164 ff. Taf. XII und XIII, Fig. 19—46) sie in vier Gruppen einteilt. Da sich aber zwischen allen Gruppen zahlreiche Übergänge finden, so kann man wohl kaum von prinzipiellen Unterschieden sprechen, was auch Pernitzsch nicht annimmt.

Vermutlich ist auch hierbei das umgebende Gewebe formbestimmend.

d) Teilung der Pigmentzellen.

Über die Teilungsvorgänge in den Chromatophoren bestehen verschiedene Angaben in der Literatur.

Flemming (17) unterscheidet zwischen kleinen und großen Pigmentzellen. Von jenen sagt er, daß die Teilung in zwei Tochterzellen in der Phase zwischen Dyaster und Dispirem erfolgt, während bei den großen Zellen eine solche Abschnürung

während der Mitose ausbleibt. Es entstehen zunächst zweikernige Zellen, und erst nach dem Übergang der Kerne zum Ruhestadium erfolgt die Zellteilung. Es bleiben aber noch Zellbrücken bestehen. Auch sollen sich die Ausläufer bei der Zellteilung verschmälern und drehrund werden.

Solger (58) nimmt bei erwachsenen Tieren eine Amitose an.

Nusbaum (1893) hat bei der Teilung der pigmentierten „Entoplastzellen“ bei Froschembryonen eine bestimmte Anordnung der Pigmentkörnchen beobachtet.

Zimmermann (65) tritt der Ansicht Flemmings von einer Ungleichzeitigkeit von Kern- und Zellteilung für die korialen Pigmentzellen entgegen, bestätigt aber das Bestehenbleiben von Zellbrücken und die Veränderung der Ausläufer während der Mitose, und zwar besonders bei intraepithelialen Pigmentzellen.

Auch Schmidt (52) kommt in bezug auf die Zellteilung zu ähnlichen Ergebnissen wie Flemming, d. h. er nimmt eine mitotische Kernteilung der Pigmentzellen nur bei embryonalen Stadien an. Er stimmt mit Zimmermann (65) darin überein,



Fig. 12. Subepidermale Pigmentzelle mit Ausläufern in der Epidermis.
(Aus einem Schnitt durch einen Embryo vom Stadium XVI.)

daß sich Mitosen nur in Zellen mit mäßigem Pigmentgehalt abspielen, was er damit erklärt, daß solche Zellen jugendlicher sind. Auch nach Schmidt braucht übrigens einer Kernteilung eine Zellteilung nicht unbedingt zu folgen, und er begründet das damit, daß infolge der Anhäufung der Pigmentkörnchen Hemmungen für die Zellteilung eintreten, analog der partiellen Eifurchung infolge der Dotteranhäufung.

Auch Penitzsch (45), der an dem gleichen Objekt wie ich die Kern- und Zellteilung untersucht hat, bestätigt, daß die Pigmentzellen der Axolotllarven bei der Teilung ihre Ausläufer nicht einziehen, und daß eine Zellteilung nach erfolgter Mitose unterbleiben kann, da man zahlreiche zweikernige Melanophoren findet.

Nach meinen eigenen Befunden trifft die Behauptung Zimmermanns, daß die intraepithelialen Pigmentzellen vor der Mitose ihre Ausläufer einziehen, für die Axolotllarven nicht zu (Fig. 13—17, auf den Figuren sind die Ausläufer nicht ausgezeichnet, sondern nur ihre Ansätze angedeutet). Die Fortsätze bleiben vollkommen erhalten und unterscheiden sich in keiner Weise von denen anderer Chromatophoren, deren Kerne sich nicht in der Mitose befinden.

Irgend eine Abweichung der Mitose von der typischen Form ist nicht zu beobachten. Die oft beobachtete Ungleichzeitigkeit von Kern- und Zellteilung ist zur Erklärung der mitunter vorkommenden Zweikernigkeit der Melanophoren herangezogen. Hier eine Amitose anzunehmen, halte ich nicht für angebracht, sie ist noch nie beobachtet worden und beruht auf einer Vermutung. Viel wahrscheinlicher erscheint mir vielmehr die Annahme Flemmings, daß „eine nachträgliche halbierende Zerlegung des Zellterritoriums erfolgt“. Damit wird die Möglichkeit aber nicht ausgeschlossen, daß eine derartige nachträgliche Zerlegung überhaupt unterbleibt.

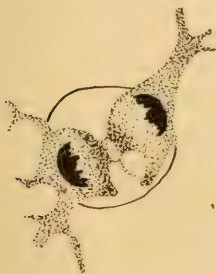


Fig. 13. Epidermale Pigmentzelle, Kern im Diasterstadium, Zelleinschnürung hat begonnen. Zelle in einer Höhle eingelagert.



Fig. 14. Epidermale Pigmentzelle, Kern im Diasterstadium, keine Zelleinschnürung. Zelle in einer Höhle, der ein halbmondförmiger Kern angelagert ist.

Man findet in bezug auf das gegenseitige Verhalten von Kern- und Zellteilung alle möglichen Vorkommnisse. So zeigt Fig. 14 ein Diasterstadium, wo man noch nichts von einer beginnenden Zelleinschnürung bemerken kann. In Fig. 13 hingegen, wo wir ebenfalls ein Diaster vor uns haben, ist die Zellteilung schon sehr weit vorgeschritten, so daß nur noch eine schmale Brücke zwischen den beiden Teilungshälften vorhanden ist. Auch finden sich Fälle, in denen die Chromosomen sich aufzulösen und die Tochterkerne in den Ruhezustand überzugehen beginnen, wo die Abschnürung bereits vollkommen erfolgt ist, bis auf ganz feine Plasmafäden, die sich noch zwischen den beiden Hälften ausspannen, während auf Fig. 15 auch diese fehlen.

Das scheint darauf hinzuweisen, daß während des Diasterstadiums ganz allmählich die Durchschnürung des Zelleibes erfolgt, doch kommen auch ganz andere Bilder vor. So sind in Fig. 16 die Tochterkerne bereits vollkommen zum Ruhestadium übergegangen, während eine Zellteilung noch nicht erfolgt ist. Die Zelle ist allerdings zwischen den beiden Kernen verschmälert, aber immerhin muß man hier noch von einer einzigen Zelle sprechen. Das extreme Bild haben wir nun in Fig. 17, wo die ruhenden Kerne nebeneinander liegen und wo von einer beginnenden Zellteilung nichts zu bemerken ist.

Meines Erachtens zeigen diese Bilder, daß Kern- und Zellteilung gleichzeitig erfolgen können, daß aber unter gewissen Umständen beide

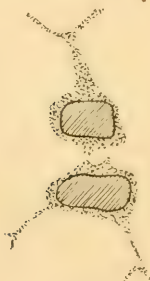


Fig. 15. Epidermale Pigmentzelle in Teilung. Tochterkerne bereits im Ruhestadium.



Fig. 16. Epidermale Pigmentzelle in Teilung. Tochterkerne im Ruhestadium. Zellkörper zwischen den Kernen nur verschmälert.

Vorgänge ungleichzeitig vor sich gehen, oder daß sogar die Zellteilung ganz unterbleibt. Die Fig. 13—15 könnte man demnach wohl als normale Vorgänge betrachten, während in Fig. 16 und noch mehr in Fig. 17 der Zelldurchschnürungsprozeß später erfolgt, bezw. vollkommen unterblieben ist, und die Zweikernigkeit etwas Endgültiges darzustellen scheint.

Die Annahme Schmidts, daß es sich bei diesen Vorgängen um Hemmungserscheinungen infolge von Körnchenanhäufung handeln könnte, ist nicht von der Hand zu weisen.

Eigentümlich ist es auch, daß nicht nur bei den Pigmentzellen, sondern auch bei den pigmentierten Epidermiszellen Zweikernigkeit vorkommt¹⁾. Da ich diese bei gewöhnlichen Epidermiszellen nie be-

¹⁾ Vergl. Anmerkung S. 192.

obachtet habe, dürfte die Vermutung von Schmidt an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Bei der Kern- und Zellteilung der pigmentierten Epidermiszellen spielen sich die Vorgänge so ab, wie sie Nusbaum (1893) bei den Entoblastzellen der Froschlarven beschrieben hat.

Bei erwachsenen Tieren ist bisher ein Teilungsvorgang der Pigmentzellen nicht beobachtet worden, und Schmidt vermutet, daß Teilungen nur in embryonalen Stadien vorkommen. Trifft dies zu, so würden die Verhältnisse im ganzen sich folgendermaßen gestalten: Zunächst in den frühesten Stadien findet eine Bildung von Chromatophoren statt. Dann bei zunehmender Oberflächengröße des Tieres geht neben einer Neubildung eine Teilung von bereits vorhandenen Pigmentzellen, die noch einen durchaus embryonalen Charakter haben, her.



Fig. 17. Doppelkernige epidermale Pigmentzelle.

Wenn nun das Tier erwachsen ist und seine Zellen die rege embryonale Teilung aufgeben, verlieren damit auch die Chromatophoren diese Eigenschaft. Die Epidermis, die einer ständigen Verhornung oder Abnutzung unterworfen ist, bedarf dann wieder der Bildung neuer Chromatophoren, da doch auch diese den gleichen Einwirkungen unterworfen sind. Die Neubildung findet dann offenbar durch Umbildung gewöhnlicher Epidermiszellen statt (siehe oben), wie es bei den Embryonen der Fall war; denn Bilder, die auf eine Teilung hindeuten, sind hier bei den Chromatophoren nicht beobachtet worden.

e) Pigmentbildungsfähigkeit der Epidermis.

Auf die Fähigkeit aller Epidermiszellen, Pigment zu bilden, scheint mir schon das häufige Vorkommen von Pigment in gewöhnlichen Epidermiszellen hinzudeuten. Einerseits findet man besonders bei

Larven am Kopf alle Epidermiszellen stark mit Pigment beladen. Sie sind nicht als pigmentierte Epidermiszellen im eigentlichen Sinne zu bezeichnen, da sie sich in Form und Größe von ihnen unterscheiden. Auch von einer „Infiltration“ im Sinne Ehrmanns kann hier nicht gesprochen werden, da eine solche Pigmentablagerung in gewöhnlichen Epidermiszellen auch bei erwachsenen Tieren vorkommt, wo keine Chromatophoren in unmittelbarer Nähe sind, von denen jenes Pigment möglicherweise stammen könnte. Und da, wie wir gesehen haben, die epidermalen Pigmentzellen als autochthone Elemente anzusehen sind, liegt kein Grund vor, den Epidermiszellen, die eine morphologische Umwandlung nicht erfahren haben, die Fähigkeit zur Pigmentbildung abzusprechen.

Ob die reiche Anhäufung von Dotterplättchen in den pigmentierten Epidermiszellen mit der Pigmentbildung in Verbindung steht (List, Jarisch), soll hier nicht untersucht werden¹⁾.

Auf eine eigenartige Erscheinung bei den epidermalen Pigmentzellen möchte ich noch hinweisen, die in Fig. 14 dargestellt ist. Man findet sehr oft neben diesen Pigmentzellen halbmondförmige Kerne, die sich an den die Zelle umgebenden Hohlraum eng anschmiegen. Es macht den Eindruck, als ob eine den Chromatophoren benachbarte Epithelzelle durch starkes Anwachsen sozusagen an die Wand gedrückt wäre. Diese Erscheinung kommt in einigen Präparaten aber recht häufig vor, und bildet hier sogar die Regel. Man ist versucht anzunehmen, daß diese Zelle mit dem halbmondförmigen Kern in näherem Zusammenhang mit der Pigmentzelle stünde. Man könnte sich denken, daß es abortive Schwesterzellen der zu Chromatophoren umgewandelten Epidermiszellen wären. Vielleicht haben solche Bilder Hooker zu seiner Annahme einer endothelialen Auskleidungen der Höhlungen, in denen die Pigmentzellen vielfach liegen, geführt.

3. Untersuchungen am überlebenden und lebenden Objekt.

Um allen Bedenken entgegenzutreten, ob die als Übergangsstadien von pigmentierten Epidermiszellen zu epidermalen Pigmentzellen gedeuteten Bilder wirklich eine entwicklungsgeschichtliche Reihe bilden, und ob es sich vielmehr nicht doch um verschiedene Kontraktions-

¹⁾ Zur Frage über die Entstehung des Pigmentes selbst möchte ich hier noch kurz erwähnen, daß ich trotz vieler Bemühungen die von Meirowsky erwähnte „rote oder pyrenoide Kernsubstanz“, aus der nach Meirowskys Annahme das Pigment entstehen soll, in meinen nach der Pappenheim-Unna-Methode gefärbten Präparaten nirgends gefunden habe. Außer der blau tingierten Grundsubstanz der Kerne waren nur violette Nukleolen, meist in der Zweizahl, färberisch zu unterscheiden, während rote Körper, wie sie Meirowsky beschreibt, in dem von mir behandelten Objekt nicht hervortraten.

zustände von Chromatophoren handelt, versuchte ich es, als Beweis überlebendes Gewebe und das lebende Tier zur Untersuchung heranzuziehen.

a) Das überlebende Gewebe.

Bei der Untersuchung von überlebenden Gewebestücken von Embryonen, frischgeschlüpften und älteren Larven stellte sich aber bald heraus, daß das überlebende Gewebe zum Studium der Wachstumsverhältnisse, da es ja immer nur beschränkte Zeit (in Ringerscher Lösung höchstens 24 Stunden) am Leben zu erhalten ist, nicht brauchbar war. Ferner ist von vornherein anzunehmen, daß durch das Abschneiden des Gewebestückes und durch den Einschluß unter dem Deckglase so unnatürliche Verhältnisse hervorgerufen werden, daß dadurch offenbar die Entwicklungsvorgänge beeinflußt werden. So erwähnt auch Oppel (42), daß in Ringerscher Lösung kein Wachstum vorkommt. Das bestätigte sich auch bei meinen Untersuchungen; und ich konnte deshalb das überlebende Gewebe auch nur zur Beobachtung anderer Vorgänge benutzen.

Die eingehenden Untersuchungen von Ballowitz und Schmidt lassen wohl noch kaum einen Zweifel darüber, daß es sich bei der Pigmentballung nicht um eine amöboide Bewegung der Zelle handelt, sondern um intrazelluläre Körnchenströmung (siehe oben). Die Bilder, die ich bei meinen Untersuchungen fand, bestätigen durchaus diese Annahme. Sind auch die pigmentfreien Fortsätze in der Regel vollkommen unsichtbar, so deuten doch besonders zwei Erscheinungen, die bereits wiederholt als Beweis angeführt sind, darauf hin, daß es sich nur um eine Pigmentströmung und nicht um amöboide Vor- und Rückwärtsbewegung der Fortsätze handelt. Die Enden der Ausläufer erscheinen bei der Pigmentballung (im Gegensatz zu Zellballung oder Zellkontraktion) nicht abgerundet, sondern spitz, abgeschrägt oder ausgezackt, und weiter sieht man oft an den Stellen, wo sich vordem ein Ausläufer befand, Körnchenhaufen oder Körnchenreihen liegen, die keinen Zusammenhang mehr mit dem Zellkörper haben (Fig. A bis C). Beides erklärt sich am besten durch die Annahme, daß, wenn auch unsichtbar, die Fortsätze (Zellarme, Ballowitz) doch vorhanden sind, und nur die Pigmentkörnchen sich innerhalb der Fortsätze bewegen.

Die Körnchenbewegung selbst ist nur sehr schwach wahrzunehmen, da sie beim Axolotl bei weitem nicht so schnell erfolgt wie beim Knochenfisch (Ballowitz). Man sieht nur mitunter ganz minimale

zuckende Bewegungen der Körnchen an den Enden der Pigmentarme. Das Wandern geht also nur sehr langsam vor sich.

Im allgemeinen zeigten die beobachteten Gewebestücke eine große Tendenz zur Pigmentballung. Diese nahm zu, je länger sich die Stücke in der Nährlösung befanden.

Franz (18) hat bereits darauf hingewiesen, daß die Pigmentballung eine Absterbeerscheinung ist, die allerdings je nach den Umständen (Erstickung, Wärmetod) verschieden verlaufen kann. Er erinnert auch an die postmortale Abkugelung der Amöben und Kontraktion der Muskeln.

Ogneff (41) hat dann weiterhin bei seinen Lichtentziehungs- und Hungerversuchen an Axolothn und Goldfischen die Beobachtung gemacht, daß bei Dunkel- und Hungertieren das Pigment geballt war. So fand ich auch bei allen meinen überlebenden Gewebestücken, die ich beobachtete, eine mit der Dauer der Beobachtung zunehmende Ballung des Pigmentes. Dies steht in vollkommener Übereinstimmung mit meinen Befunden am lebenden Tier. Schon einige Tage, bevor ein Tier einging zeigte sich eine Ballung und ein Zerfall zahlreicher Pigmentzellen (Fig. H und P). So war diese Erscheinung schon immer der erste Hinweis darauf, daß das betreffende Tier in den nächsten Tagen eingehen würde. Es wurden meist nicht alle Zellen von solcher Ballung betroffen, sondern immer nur eine gewisse Anzahl, die aber bei den meisten Tieren ganz verschieden ist. Bei all diesen Beobachtungen habe auch ich die Erfahrung gemacht, daß die epidermalen Pigmentzellen langsamer reagieren als die korialen, wie dies bereits von H. Müller und Mayerson betont ist¹⁾.

Bilder, die eine Pigmentballung zeigen, sind in der Figuren A—C dargestellt (siehe auch Figurenerklärung). Bei allen drei Zellen sieht man bei der Ballung isoliert liegen gebliebene Körnchenreihen, die auf ein Fortbestehen der Zellarve hindeuten.

Fig. C ist noch insofern interessant, als sie zeigt, daß in ein und derselben Zelle in dem einen Ausläufer eine Ballung und in einem anderen zur gleichen Zeit eine Ausdehnung des Pigmentes erfolgen kann.

Man sieht also daraus, daß auch bei den Amphibienchromatophoren, wie es Ballowitz bei den Fischen nachgewiesen hat, gleich-

¹⁾ Eine Einwirkung durch Licht kommt hierbei nicht in Frage, da die Tiere stets gleichmäßiger Beleuchtung ausgesetzt waren, die nur den geringen Tagesschwankungen unterlag. Die Behälter, in denen sich die Tiere befanden, wurden nie von direktem Sonnenlicht oder von künstlichem Licht bestrahlt.

zeitig in ein und derselben Zelle eine zentripetale und eine zentrifugale Körnchenwanderung vorkommen kann.

b) Das lebende Objekt.

In der ganzen umfangreichen Literatur habe ich nicht einen Hinweis darauf gefunden, daß die Beobachtung des lebenden Tieres zur Lösung der erwähnten Frage schon einmal benutzt ist. Ich kam nun im Laufe dieser Untersuchungen nicht nur zu sehr interessanten Ergebnissen über die Entstehung epidermaler Pigmentzellen und das Schicksal der pigmentierten Epidermiszellen, sondern es ergaben sich noch andere Befunde, die noch eingehender Beobachtungen bedürfen.

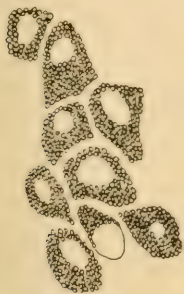


Fig. 18. Dicht mit Dotter beladene Epidermiszellen aus dem Schwanz eines Embryos vom Stadium XIV. Nach überlebendem Gewebe in Ringerscher Lösung + Leitungswasser (1 : 1).



Fig. 19. Pigmentierte Epidermiszelle aus dem überlebenden Schwanz eines Embryos vom Stadium XVI in Ringerscher Lösung + Leitungswasser (1 : 1). Dotterplättchen mit fein verteiltem Pigment dazwischen.

Ich habe im ganzen 89 Tiere lebend beobachtet und zwar geschlüpfte Larven wie auch Embryonen, die ich aus der Gallerte herauspräparierte, und die sich frei im Wasser dann größtenteils zu normalen Larven herausbildeten. Ich konnte nicht nur den Flossensaum untersuchen, sondern auch andere Körpergegenden, diese allerdings in den jüngsten Embryonalstadien wegen ihrer Undurchsichtigkeit nur zum Teil. Erst nach Ausbildung der Xanthophoren, die dann einen hellen Untergrund abgaben, war es möglich, alle Körperstellen zu beobachten. Auch die Verminderung des undurchsichtigen Dotters brachte bessere Beobachtungsverhältnisse. Ich machte die Beobachtungen am lebenden

Objekt mit binokulärem Mikroskop (Leitz), Okular 2a und Reichert Objektiv 4.

Bei ganz jungen Embryonen, bei denen noch keinerlei Chromatophoren ausgebildet sind, findet man, daß alle Epidermiszellen dicht mit Dotterplättchen, die als helle Tröpfchen oder Bläschen erscheinen, angefüllt sind (Fig. 18). Das ganze Gewebe macht so einen schaumigen Eindruck. Die pigmentierten Epidermiszellen treten in diesem Stadium nur durch eine etwas dunklere Tönung hervor. Das ganze Gewebe wird dann bald durch den Abbau des Dotters etwas lichter, offenbar z. T. infolge Dotterverbrauchs, z. T. infolge der Verteilung des Dotters auf einen weiteren Raum. Dadurch treten nun auch die pigmentierten Epidermiszellen deutlicher hervor, da diese ihren Dotter zunächst behalten. Bei stärkerer Vergrößerung (Zeiß Ok. 4, Reichert $\frac{1}{12}$ Immersion) sieht man, daß sie dicht mit Dottertröpfchen angefüllt sind, zwischen denen die Pigmentkörnchen verteilt liegen (Fig. 19). Der Pigmentgehalt ist sehr verschieden, und es lassen sich alle möglichen Abstufungen finden.

Wenn die epidermalen Pigmentzellen ihren Dotter länger behalten als die gewöhnlichen Epithelzellen und bei geringem Dotterabbau eine verstärkte Pigmentbildung zeigen, so ist man wohl mit Schapitz und Haecker berechtigt, diese pigmentierten Epidermiszellen als Elemente zu bezeichnen, die einen streng embryonalen Charakter längere Zeit als die übrigen Epidermiszellen bewahren. In der Tat kann man solche Zellen in dem immer heller werdenden, den Dotter immer mehr verlierenden Gewebe von den Embryonal- bis zu den Larvenstadien verfolgen, ohne daß es zur wesentlichen Abnahme des Dotters kommt. In vielen Fällen ist am lebenden Objekt mit Bestimmtheit zu beobachten, daß solche Zellen den Dotter ganz allmählich abbauen, bis die Zellen sich nur noch durch die in ihr angesammelten Pigmentkörnchen gegenüber den anderen Epidermiszellen hervorheben.

aa) Schicksal der pigmentierten Epidermiszellen.

Das Schicksal der pigmentierten Epidermiszellen kann, wie die Beobachtung zeigt, ganz verschieden sein. Manche Zellen konnte ich tagelang verfolgen, bis sie dann plötzlich an einem Tage verschwunden waren. Hatten nun solche Zellen innerhalb 24 Stunden ihren gesamten Inhalt an Dotter und Pigment abgebaut, oder hatten sie sich in dieser Zeit so schnell geteilt, daß sie in dem übrigen Gewebe nicht mehr sichtbar waren? Mit diesen Möglichkeiten wäre ja immerhin zu rechnen.

Aber ein Zufall zeigte mir, daß ein anderer Grund noch mehr Wahrscheinlichkeit hat.

Als ich nämlich eine Larve unter dem Mikroskop hatte und gerade im Begriff war, eine pigmentierte Epidermiszelle zu zeichnen, wurde das Tier unruhig und schlug heftig mit dem Schwanz. Als sich das Tier beruhigt hatte, war die eben beobachtete Zelle nicht mehr aufzufinden, während einige in der Nähe liegende pigmentierte Epidermiszellen noch an ihrer alten Stelle lagen. Eine Aufklärung hierüber gab mir ein anderes Tier, das ganz ruhig im hohlgeschliffenen Objektträger lag. Ich bemerkte hier, wie sich ganz langsam einzelne Zellen, gewöhnliche Epithelzellen und pigmentierte Epidermiszellen, vom Epithel lösten und langsam durchs Wasser glitten. Späterhin konnte ich dann noch verschiedentlich solche Vorgänge und auch das Abgleiten einzelner pigmentierter Epidermiszellen von der Körperoberfläche beobachten. Da die Tiere nicht unter einem Deckglas eingeklemmt oder sonstwie festgelegt waren, sondern frei im Wassertropfen in einem hohlgeschliffenen Objektträger lagen, so kann keine Verletzung an einem scharfen Gegenstände in Frage kommen. Allenfalls kann hier die Reibung am Glas mitspielen; aber derartige Berührungen spielen doch auch ohne Frage in der normalen Umgebung der Tiere mit. Auch da kommt der Körper in Berührung mit dem Grunde und mit Wasserpflanzen. So kann man wohl ein solches Loslösen von Epithelzellen und pigmentierten Epidermiszellen als ein auch unter normalen Verhältnissen vorkommendes Schicksal betrachten. Vielleicht kommt in einer solchen sukzessiven Ablösung von Epithelzellen auch die Häutung bei Axolotllarven zum Ausdruck, denn eine Häutung wie bei Triton, bei welchem die ganze Haut simultan abgestreift wird, habe ich beim Axolotl nie beobachten können.

Bei denjenigen pigmentierten Epidermiszellen, die nicht so plötzlich abgestoßen werden, wird der Dotter allmählich abgebaut. Mit der Abnahme des Dotters braucht aber keine Zunahme des Pigmentes Hand in Hand zu gehen. Einige Zellen lagern allmählich allerdings so starkes Pigment ab, daß sie ganz dunkel erscheinen. Andere Zellen aber werden immer heller und verschwinden dann schließlich. Wenn dies auch vielleicht zum Teil durch Abstoßung der Zellen erfolgt, so scheint doch auch andererseits neben dem Abbau des Dotters ein Abbau des Pigmentes vor sich gehen zu können, so daß die Zellen schließlich nicht mehr sichtbar sind.

Oft sieht man bei einem derartigen Abbau in den pigmentierten Epidermiszellen helle Höfe. Da auch der Kern in ihnen immer als

heller Fleck erscheint, so hielt ich solche Zellen mit zwei hellen Flecken anfangs für doppelkernig, da ich ja von dem konservierten Material her wußte, daß eine solche Zweikernigkeit vorkommt. Hier traten aber solche Zellen mit zwei hellen Flecken häufiger auf, als doppelkernige Zellen in den Präparaten. Deshalb bin ich der Ansicht, daß es sich hier meist um das Auftreten von großen Vakuolen handelt, die man auch in konservierten Hautstücken findet (Fig. 2). Bestärkt wird diese

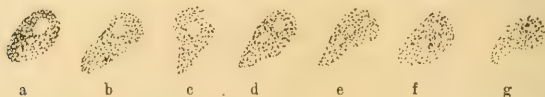


Fig. 20. Pigmentierte Epidermiszelle aus dem ventralen Schwanzsaum eines lebenden Embryos, der im Stadium XV aus der Eihülle herauspräpariert wurde. a bis g zeigt die Formen der Zelle bei der täglichen Beobachtung.

Annahme noch dadurch, daß derartige Zellen mit Vakuolen (Fig. 20—22), wie die Beobachtung zeigte, durch allmählichen Abbau des Dotters und des Pigments unsichtbar wurden.

• Bestätigend für die Annahme Haeckers, daß die pigmentierten Epidermiszellen auch durch ständige Teilung ihr Pigment verlieren und so zu gewöhnlichen Epithelzellen werden können, konnte ich auch feststellen, daß pigmentierte Epidermiszellen sich in der Zeit zwischen zwei



Fig. 21. Formen einer pigmentierten Epidermiszelle nach täglicher Beobachtung aus dem ventralen Schwanzsaum eines Embryos, der im Stadium XVI aus der Eihülle herauspräpariert wurde. Vakuolenbildung und Auflösung.

Beobachtungen, also in der Zeit von 24 Stunden, mehrfach geteilt hatten, wobei sie an Pigmentgehalt auffallend eingebüßt hatten.

Somit hätten wir also drei Möglichkeiten erörtert: das Verschwinden der pigmentierten Epidermiszellen durch einfaches Abstoßen, durch Abbau von Dotter und Pigment und durch wiederholte Teilung.

Mit diesen Fällen sind aber noch nicht alle Möglichkeiten erschöpft.

Die genaue Beobachtung ergibt, daß sich tatsächlich aus den pigmentierten Epidermiszellen epidermale Pigmentzellen bilden können. Wird einmal dieser Umwandlungsprozeß ausgelöst, so kann er unter Umständen recht schnell vor sich gehen, so daß man,

wenn man eine pigmentierte Epidermiszelle nach 24 Stunden wieder beobachtet, eine fertige Pigmentzelle vor sich hat. Von den beobachteten Bildungen von epidermalen Pigmentzellen aus pigmentierten Epidermiszellen sei hier nur ein Fall näher besprochen.

Fig. D stellt eine solche Metamorphose dar. Die Zelle stammt aus einem Tier, das als Embryo vom Stadium XVI aus der Eihülle heraus präpariert und dann frei im Wasser weitergezogen wurde. Er entwickelte sich zu einer dunklen Larve. Das erste Stadium stellt die Zelle am 9. Beobachtungstage dar. In den nächsten Tagen (2 und 3) zeigt die Zelle einige Formveränderungen, ohne daß sie aber ihren Charakter als pigmentierte Epidermiszelle verliert, nur weist sie im 3. Stadium eine dichtere Pigmentierung auf. Einen Tag später (4) hat sie schon zahlreiche und lange Ausläufer gebildet. Der Zellkörper hat eine andere Form angenommen und ist heller geworden. Dies ist ja auch leicht erklärlich, da sich das Pigment auf einen größeren Raum



Fig. 22. Formen einer pigmentierten Epidermiszelle aus dem ventralen Schwanzsaum einer dunklen Larve, einige Tage ausgeschlüpft. Zeigt Vakuolenbildung und allmählichen Abbau.

verteilt hat. Der nächste Tag (5) zeigt, daß sich die Fortsätze zum Teil verlängert haben, nur die beiden Fortsätze am unteren Pol sind nicht mehr sichtbar, wobei es unentschieden bleiben mußte, ob es sich hier nur um eine Körnchenströmung handelt, oder um ein Einziehen der ganzen Fortsätze. Bei ausgebildeten Chromatophoren haben wir gesehen, daß es sich bei dem Unsichtbarwerden der Fortsätze ganz offenbar um eine Pigmentbewegung und nicht um eine Formveränderung der Zelle handelt. Ob wir das aber auch auf eine junge Zelle, die eben in der Bildung begriffen ist und durch Aussenden von Fortsätzen ihre Fähigkeit zur amöboiden Formveränderung beweist, anwenden dürfen, erscheint fürs erste noch fraglich. Betrachten wir nämlich das letzte Stadium der Zelle (7), so sehen wir, daß sich an dem unteren Pol der Zelle, der sich verbreitert und in zwei Ecken ausgezogen hat, wieder zwei Ausläufer zeigen, die sehr wohl die aufs neue mit Pigment erfüllten Ausläufer des Stadium 4 sein könnten, in diesem Fall aber infolge der verbreiterten Basis in ihren Ansatzstellen verschoben sein und auch eine etwas andere Richtung haben würden. Derartige Verschiebungen und Richtungsveränderungen könnten durch

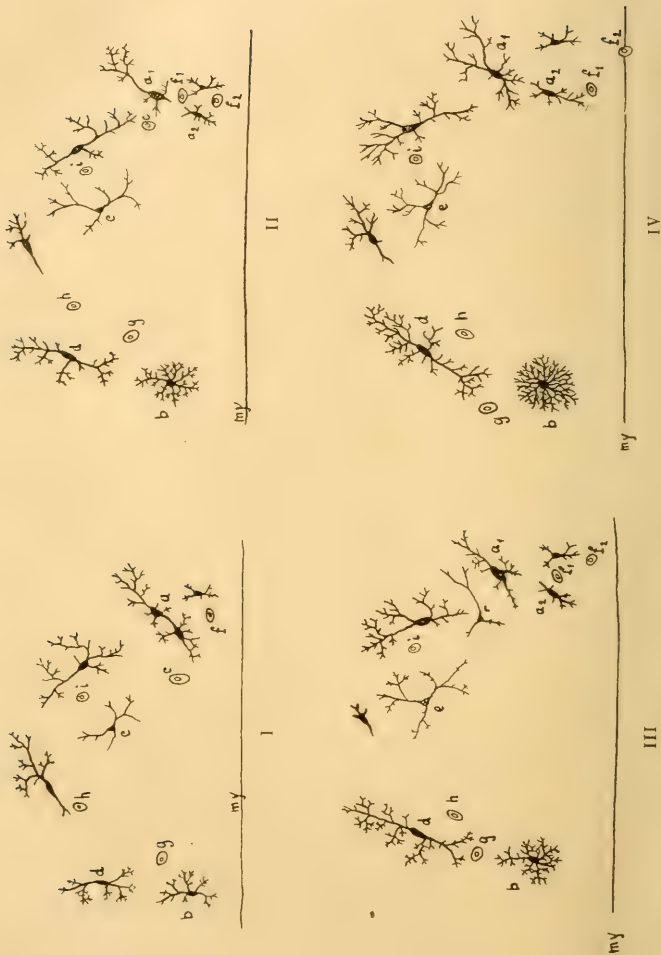




Fig. 23.

I bis VI: Komplex aus dem Rückensaum eines Embryos, im Stadium XVI aus der Eihülle herauspräpariert. I zeigt die Verhältnisse am dritten Tage nach der Beobachtung. II bis VI die eines jeden weiteren Tages. my: Grenze der Myomeren; c, f, g, h, i: pigmentierte Epidermiszellen. c und e epidermale Pigmentzellen, c entstanden aus der pigmentierten Epidermiszelle c, f₁ und f₂ durch Teilung aus f entstanden. a, b, d koriale Pigmentzellen, a in Teilung (Tochterzellen a₁ und a₂).

Veränderungen des umgebenden Gewebes, wie sie ständig durch die Wachstumsvorgänge hervorgerufen werden, verursacht sein. In der Tat kann man an den lebenden Tieren feststellen, daß die Zellen und Ausläufer nur eine relativ konstante Form haben, da die Epidermis ständig wächst und sich dadurch die Lage ihrer Elemente zueinander ständig ändert, was kleine Formveränderungen unbedingt zur Folge haben muß.

In dem Stadium 6 und 7 sehen wir dann den Beginn eines allmählichen Zerfalls der Zelle. Am Tage nach dem letzten im Bilde dargestellten Stadium lagen an ihrer Stelle einige regellose Pigmentklumpen und -reihen, die keinen Zusammenhang mehr miteinander hatten. Diese ließen sich dann noch einige Tage beobachten. Es traten kleine Veränderungen in ihrer Anordnung ein, z. T. wurden sie heller, und am 6. Tage nach dem Beginn des Zerfalls waren sie vollkommen verschwunden, es lagen im ganzen Umkreise nur noch koriale Chromatophoren. Es handelte sich hier aber nicht um einen Zerfall als Vorzeichen des beginnenden Absterbens des Tieres (s. S. 262).



Fig. 24. Entwicklung der Zelle c aus voriger Bildreihe.

An der gleichen dunklen Larve hatten sich inzwischen auch in der Epidermis reichlich Chromatophoren gebildet. Es zeigte sich dann jedoch, daß der Gehalt an Pigmentzellen in der Epidermis immer mehr abnahm, und daß hier schließlich nur noch sehr wenig Chromatophoren zu finden waren. Es ist also hier festzuhalten, daß ursprünglich epidermale Pigmentzellen angelegt waren, aber im Laufe der Zeit zum großen Teil wieder verschwanden (s. unten).

bb) Lageveränderungen.

Verfolgt man nun pigmentierte Epidermiszellen in ihrer Lagebeziehung zur Umgebung, so beobachtet man, daß sie ihre Lage oft verändern. Man muß hier nun die Frage aufwerfen, ob es sich dabei um eine aktive oder passive Ortsveränderung handelt, d. h. ob die Zellen durch amöboide oder gleitende Bewegung durch die Gewebslücken wandern, oder ob sie nur durch Wachstumsvorgänge verlagert werden. Im ersten Falle müßte man sich dann wieder fragen, ob es sich nach

der Unterscheidung von Oppel (43) um „Epithelbewegungen“ oder „Leukocytenbewegungen“ handelt. Nach Oppel senden nämlich wandernde Epithelzellen keine Fortsätze aus, sondern platten sich ab und werden in der Richtung der Bewegung längsgestreckt. Nach Holmes (zit. nach Oppel) dagegen verläuft die Bewegung der Epithelzellen unter Pseudopodienbildung wie bei Leukocyten.

Ich selbst habe nie eine aktive Bewegung der Zellen im Gewebe beobachten können. Ich neige deshalb der Ansicht zu, daß es sich bei der Lageveränderung der pigmentierten Epidermiszellen um eine Ver-



Fig. A. Chromatophor aus einem überlebenden Stück des dorsalen Schwanzsaumes einer größeren dunklen Larve ($5\frac{1}{2}$ cm) in Ringerscher Lösung. 1. Beobachtet um 10,30; 2. um 12 Uhr; 3. um 12,45 Uhr.

schiebung durch Wachstumsvorgänge im Gewebe, also um eine passive Bewegung handelt.

Fig. 23, I bis VI zeigt eine derartige Lageveränderung und anderer bereits besprochener Vorgänge eines beobachteten Zellkomplexes (siehe Figurenerklärung). Vor allem die Zellen g und h zeigen eine deutliche Lageveränderung gegenüber den in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen viel konstanteren koralen Chromatophoren b und d.

Auch die beiden durch Teilung einer koralen Pigmentzelle (a) entstandenen Tochterzellen a_1 und a_2 zeigen eine offenbar durch das Hautwachstum bedingte gegenseitige Verschiebung. Eine aktive Bewegung halte ich hier schon deshalb nicht für vorliegend, weil die Fortsätze keine wesentlichen Formveränderungen zeigen, sondern nur

kleinere Verschiebungen, die ich ebenfalls auf Wachstum, besonders des umgebenden Gewebes zurückführen möchte.

Weiterhin kann man (besonders an Zelle b) starke Wachstums- und Formveränderungen der korialen Chromatophoren feststellen. Zu der von Pernitzsch angegebenen Klassifizierung der Pigmentzellen wäre also auch hier zu bemerken, daß es sich bei den verschiedenen Formen nicht um prinzipielle Unterschiede handelt, sondern daß sich eine Form aus der andern entwickeln kann, sofern es das umgebende Gewebe zuläßt und eine Anregung zum Wachstum gegeben wird.

Was die Lokalisation der subepidermalen Chromatophoren bei den Embryonen anbetrifft, so bilden sich am Rumpf dorsal der Myomeren einzelne eng umschriebene, dunkle Komplexe von Melanophoren¹⁾. Die

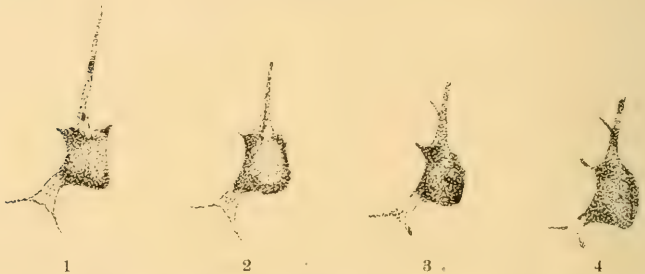


Fig. B. Desgl. 1. um 10,45 Uhr, 2. um 11,10 Uhr, 3. um 11,50 Uhr, 4. um 12,35 Uhr.

Größe dieser Komplexe nimmt kandalwärts ab. Die Melanophoren selbst haben anfangs noch eine gedrungene Gestalt, die Ausläufer sind kurz, dick und zackig. Erst allmählich, wenn sich die Komplexe ausdehnen, wachsen sie zu den verschiedenen Formen heran, die aber, wie erwähnt, eine aus der anderen entstehen können. Neben den zuerst auftretenden Melanophoren bilden sich dann ebenfalls dorsal der Muskelsegmente kleine gelbe Komplexe, deren Größe auch kandalwärts abnimmt. Das sind die ersten Xanthophoren. Auch diese Komplexe dehnen sich dann schnell aus, so daß schließlich die bekannte gelbe Querzeichnung zustande kommt.

Man könnte sich diese Ausbreitung zunächst so denken, daß an dem ursprünglichen Bildungsherd der Chromatophoren durch Teilung

¹⁾ Auf eine Abbildung mußte ich wegen Raummangels verzichten.

oder Neubildung immer neue Pigmentzellen entstehen, die dann aktiv wandern. Eine aktive Ortsveränderung habe ich indessen nicht ein einziges Mal beobachten können. Darum sehe ich auch hier ihre Lageveränderung und Ausbreitung durch Wachstum der ganzen Oberhaut hervorgerufen. Der Rücken- saum, an welchen die Zeichnung zuerst hervortritt, ist nämlich an- fangs nur niedrig und wächst dann zusehends von Tag zu Tag in die Höhe. Mit diesem sich ausbreiten- den Gewebe werden dann auch die Chromatophoren auf eine größere Strecke verteilt, wobei sie sich durch reichliche Teilung nicht nur am Bildungsherd selbst, sondern, obwohl vielleicht in geringerem Maße¹⁾, auch in den weiter ent- fernt liegenden Teilen vermehren. So kommt es, daß mehr und mehr die Abgrenzung der einzelnen Querbinden sich verwischt.

cc) Unterschiede zwischen der dunklen und hellen Rasse.

Es fragt sich nun, wie sich dunkle und helle Embryonen und Larven verhalten. Ich sage aus- drücklich nicht „schwarz“ und „weiß“, da die mir zur Verfügung stehenden, z. T. sicher hetero- zygoten Tiere zahlreiche Ab- stufungen in der Pigmentierung zeigten.

Bei den Embryonen, die später zu hellen Larven heranwachsen, bilden sich, genau wie bei den dunklen, pigmentierte Epidermiszellen,

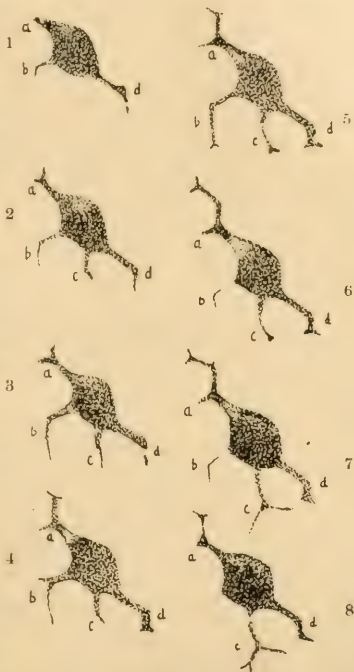


Fig. C. Chromatophore aus einem überleben- den Stück des dorsalen Schwanzsaumes eines 8 cm langen dunklen Tieres in Ringerscher Lösung + Leitungswasser (1 : 1). 1. um 10,20 Uhr, 2. um 11,30 Uhr, 3. um 12 Uhr, 4. um 12,55 Uhr, 5. um 2,15 Uhr, 6. um 6,10 Uhr, 7. um 7 Uhr, 8. um 7,55 Uhr.

¹⁾ Haecker, Nr. 22 und 23, S. 202.

z. T. auch epidermale Pigmentzellen, und in derselben Weise wie bei jenen entstehen Melanophoren im Bindegewebe, obwohl, wenigstens bei rein weißen, erwachsenen Tieren, das Pigment vollkommen reduziert erscheint.

Andererseits kann auch bei den dunklen Larven, ähnlich wie bei den hellen, ein Teil der epidermalen Pigmentzellen abgebaut werden, so daß auch hier kein strenger Unterschied besteht. Im übrigen zeigen sie ja, wie bereits angedeutet, ein sehr wechselndes Verhalten, so daß



Fig. D. Entwicklung einer epidermalen Pigmentzelle aus einer pigmentierten Epidermiszelle und späterer Zerfall. Bilder aufeinanderfolgender Beobachtungstage. Die Zelle stammt aus dem Schwanzende. Das Tier wurde als Embryo im Stadium XVI aus der Eihülle herauspräpariert. 1. Verhältnisse am 9. Tage der Beobachtung. Der Embryo entwickelte sich zu einer dunklen Larve.

man dunkle Larven mit sehr reichlichem, mittlerem oder keinem Gehalt an Pigmentzellen in der Epidermis unterscheiden kann.

Vergleichen wir nun noch etwas näher das Schicksal der pigmentierten Epidermiszellen bei den beiden Rassen: Sie werden, wie wir sahen, angelegt bei allen Embryonen, ganz gleichgültig, ob sich später dunkle oder helle Larven daraus entwickeln. Ein Teil von ihnen erhält sich bis zu den ersten Larvenstadien und verschwindet erst hier. Der andere Teil erfährt dieses Schicksal schon während des Embryonallebens. Sie können entweder einfach vom Körper losgelöst werden oder zweitens ihren Charakter durch Verlust von Dotter und Pigment verlieren und so offenbar wieder zu gewöhnlichen Epithelzellen

werden, oder endlich drittens sich zu epidermalen Pigmentzellen umbilden.

Die beiden ersten Fälle, Abstoßen und Auflösen, kommen bei allen Tieren vor. Der letzte Fall ist bei sämtlichen dunklen Tieren zu beobachten, aber immer nur bei einem Teil der hellen. Bei den dunklen Larven können die aus den pigmentierten Epidermiszellen hervorgegangenen epidermalen Pigmentzellen entweder gänzlich oder teilweise verschwinden, oder scheinbar alle erhalten bleiben, bei den hellen Larven gehen sie, wofern überhaupt gebildet, fast regelmäßig wieder verloren. Im großen und ganzen können wir jedoch sagen, daß die Unterschiede der hellen Rasse in dem Vorhandensein bzw. in der schwächeren Entwicklung oder im gänzlichen Fehlen des epidermalen Pigmentes und in der schwächeren Entwicklung der korialen Pigmentzellen liegen, wobei ein bestimmtes Verhältnis des epidermalen Pigmentes zum korialen besteht, insofern im allgemeinen einer starken korialen auch eine starke epidermale Pigmentierung entspricht. Indessen müssen wir in letzterer Hinsicht gewisse Einschränkungen machen, insofern als sich wenigstens in den mir vorliegenden heterozygoten Zuchten regelmäßig schwankende Verhältnisse und insbesondere auch dunkle Larven finden, deren Gehalt an epidermalem Pigment sehr stark reduziert ist und also gerade in entgegengesetztem



Fig. E. Entwicklung einer epidermalen Pigmentzelle aus einer pigmentierten Epidermiszelle am Kopf eines Embryos vom Stadium XIV.

Verhältnis zum starken korialen Pigment steht. Es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß diese Schwankungen eben eine Wirkung der Kreuzung sind, und daß insbesondere auch die mangelnde Korrelation¹⁾ zwischen den korialen und epidermalen Pigmentzellen damit zusammenhängt, und ferner daß die ganz dunklen Larven aus diesen Zuchten die homozygote Gruppe darstellen.

Wenn mir auch bei meinen Untersuchungen sowohl rein weißer wie rein schwarzer homozygoter Laich fehlte, und ich sowohl die dunklen wie die hellen Eier und Larven aus DR \times DR- und DR \times RR-Zuchten entnahm, so lassen sich die Ergebnisse doch wohl mit einiger

¹⁾ Einen Kausalzusammenhang zwischen der Ausbreitung der korialen Xanthophoren und der Entwicklung des epidermalen Pigmentes beschreibt auch Herbst (1919, S. 26 ff.) für *Salamandra*.

Sicherheit dahin zusammenfassen, daß die beiden reinen Rassen unterschieden sind:

1. durch ein verschiedenes Schicksal der pigmentierten Epidermiszellen, insofern diese bei der hellen in stärkerem Maße untergehen und nur in geringerer Zahl zu epidermalen Pigmentzellen umgebildet werden;
2. durch ein verschiedenes Schicksal der gebildeten epidermalen Pigmentzellen, insofern sie bei der hellen Rasse



Fig. F. Entwicklung einer epidermalen Pigmentzelle aus einer pigmentierten Epidermiszelle am Kopf eines Embryos von Stadium XIV.



Fig. G. Entwicklung einer epidermalen Pigmentzelle aus einer pigmentierten Epidermiszelle am Kopf eines Embryos von Stadium XIV.

sich weniger stark vermehren und in größerem Umfang zugrunde gehen, während sie bei der dunklen Rasse sich stärker vermehren und in einer größeren Zahl erhalten bleiben;

3. wie schon Pernitzsch beobachtet hat, durch eine größere Vermehrungstätigkeit und verschiedene Größe der koralen Pigmentzellen.



Fig. H. Entwicklung einer Zelle aus dem Rückensaum einer geschlüpften dunklen Larve.

Ferner besteht in jeder der beiden Rassen doch ein bestimmtes Verhältnis zwischen dem koralen und epidermalen Pigment, das offenbar durch Kreuzung gestört werden kann. Allerdings muß die Richtigkeit dieser letzten Vermutung noch durch Untersuchung an reichlicherem Material bewiesen werden, wobei alle Kreuzungskombinationen, die möglich sind, zu berücksichtigen wären.

dd) Die die Pigmententwicklung beeinflussenden Faktoren.

Die stärkere Pigmentierung des Koriurns, die allmähliche Abnahme epidermalen Pigmentes bei hellen Tieren, sein vollkommenes Fehlen bei ganz weißen, deutet darauf hin, daß die Fähigkeit des Koriurns zur Pigmentbildung hemmenden Einflüssen gegenüber widerstandsfähiger ist. Offenbar liegen in der Epidermis irgendwelche hemmende Einflüsse vor, die in einem inneren Faktor des Organismus selbst begründet sind.



Fig. J. Entwicklung einer Zelle aus dem Rückensaum einer geschlüpften dunklen Larve.

Daß überhaupt die Chromatophoren (epidermale und koriale) Zellen sind, die sehr leicht auf irgendwelche Reize reagieren, zeigen auch die pathologischen Erscheinungen, welche Ogneff (41) und Tornier (62) beobachtet haben. Ogneff hat gefunden, daß bei Dunkel- und Hungertieren die Chromatophoren stark verändert sind. Das Pigment ist ge-

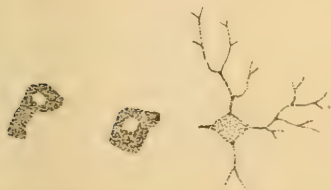


Fig. K. Entwicklung einer Zelle aus dem Rückensaum einer geschlüpften dunklen Larve.



Fig. L. Entwicklung einer Zelle aus dem Rückensaum einer geschlüpften dunklen Larve.

ballt, die Fortsätze sind vielfach kürzer und zeigen unregelmäßige Schwellungen. Vielfach fand er dann die Fortsätze quer in einzelne Stücke zerfallen.

Auch Tornier kommt zu dem Ergebnis, daß bei minderwertig ernährten Tieren die Entwicklung der Chromatophoren gehemmt wird, und daß das Pigment nicht zu seiner vollen Ausfärbung kommt.

Gerade die Chromatophoren scheinen also bei anormalen Verhältnissen starker Beeinflussung zu unterliegen. Damit wäre nicht nur der den Tod der übrigen Zellen vorangehende Zerfall der Chromatophoren bei absterbenden dunklen und hellen Tieren, sondern vor allem auch der Abbau und überhaupt das ganze Verhalten der epidermalen Pigmentzellen in der normalen Entwicklung der hellen Larven, das auf eine gewisse Schwäche speziell der Chromatophoren hinweist, in Zusammenhang zu bringen. Fast alle Chromatophoren der hellen Larven weichen ja (vergl. Pernitzsch) in ihrer Form erheblich von dem Typus der normal ausgebildeten Chromatophoren dunkler Larven ab. Sie machen mehr oder weniger den Eindruck einer weitgehenden Atrophie. Man könnte also sagen, daß die hellen Tiere wohl eine gewisse Anlage zur Chromatophorenbildung haben und diese Anlage auch je nach ihrer Abstammung („Infektion“ der weißen Rasse bei Kreuzung



Fig. M. Formveränderungen einer pigmentierten Epidermiszelle einer hellen Larve, einige Tage ausgeschlüpft. Lage der Zelle in der Mittellinie des Tieres, oberhalb des Darmes. Die Zelle zeigt helle Fortsätze, die verschwinden und dann mit feiner Granulierung wieder auftreten.

mit schwarzen, nach den Untersuchungen von Haecker¹⁾) in größerem oder geringerem Maße ausnutzen, daß sie aber im ganzen doch hinsichtlich des Verhaltens der Pigmentzellen anormale Verhältnisse aufweisen. Es stände damit die Annahme, wonach der Albinismus überhaupt eine Degenerationserscheinung darstellt, in Einklang.

Wenn also auch bei den hellen Tieren im embryonalen und Larvenleben Chromatophoren angelegt werden, diese aber nicht in so normaler Weise ausgebildet werden wie bei den dunklen, wenn ferner in der Epidermis keine Pigmentzellen oder doch nur in sehr geringer Anzahl gebildet werden, wenn dann dieses Pigment im Laufe der weiteren Entwicklung ganz oder zum Teil verschwindet, ohne daß es zu einer Neubildung kommt, so muß man annehmen, daß ein die Pigmentbildung erregendes Agens in den hellen Tieren unvollkommen entwickelt ist.

Pernitzsch ist der Auffassung, daß die chemisch-physiologische Fähigkeit zur Pigmentabscheidung bei den beiden Rassen

¹⁾ Phänogenetik, S. 162.

gleich ist, daß hingegen der partielle Albinismus auf einer Entwicklungshemmung auf der Wachstums- und Teilungsgeschwindigkeit der Pigmentzellen beruht, also auf morphogenetischen Verhältnissen.

Diese Schlußfolgerungen sind insofern sicherlich berechtigt, als bei total oder partiell albinotischen Tieren eine Wachstums- und Teilungshemmung der Pigmentzellen tatsächlich vorliegt. Aber gerade darum, so scheint mir, darf man Hemmungen in den chemisch-physiologischen Vorgängen um so weniger ausschalten, da Wachstum und Teilung doch ihrerseits wesentlich von ihnen abhängig sein müssen. In der Tat kann man den atrophischen Charakter korialer Chromatophoren, den Mangel epidermaler Pigmentzellen oder ihren nachträglichen Zerfall sehr wohl auf chemisch-physiologische Hemmungen bestimmter



Fig. N. Zerfall einer korialen Pigmentzelle. Absterbeerscheinung.



Fig. O. Koriale Chromatophore, die Ausläufer in die Epidermis gesandt hat (dünne Fortsätze).

Art zurückführen. Zudem sind auch die bei hellen Larven vorkommenden vereinzelt epidermalen Pigmentzellen nur sehr schwach pigmentiert, so daß offenbar auch die Fähigkeit zur Pigmentabscheidung bei der hellen Rasse gehemmt ist. So darf man also im ganzen wohl als letzte Ursache der Wachstumshemmung eine Hemmung physiologisch-chemischer Art annehmen.

Eine Wachstumshemmung liegt auch offenbar in der ab und an bei hellen Larven gefundenen Erscheinung vor, wie sie in Fig. M dargestellt ist, wo offensichtlich ein Ansatz zur Pigmentbildung gemacht wird, der aber nicht zur vollen Ausführung kommt. Hier sei auch noch erwähnt, daß es Tornier (62) gelungen ist, auf experimentellem Wege bei *Pelobates fuscus* Albinismus durch ein Minimum von Nahrung, Melanismus durch ein Maximum heranzuzüchten.

Auch Haacke (21) ist der Ansicht, daß eine Schädigung oder Schwächung von Körperzellen an den betreffenden Stellen oft Albinismus zur Folge hat¹⁾, daß hingegen durch Gebrauch kräftig angeregte Körperstellen häufig starke Pigmentierung zeigen. Seine Schlußfolgerung lautet also: „Starke Hauttätigkeit, also kräftige Ausbildung der Zellen hat Pigmentablagerung zur Folge, mangelhafte Konstitution dagegen partiellen Albinismus.“ Als Ursache für totalen Albinismus nimmt er eine Schädigung des Mechanismus der Pigmentbildung an.



Fig. P. Entwicklung einer epidermalen Pigmentzelle und spätere Ballung. Aus dem Rückensaum eines Tieres, das als Embryo im Stadium XVI aus der Eihülle herauspräpariert wurde, und sich zur hellen Larve entwickelte. 1. am vierten Tage der Beobachtung.

Sowohl die Ergebnisse von Tornier, als auch die Anschauungen von Haacke liegen in gleicher Linie wie meine Beobachtungen beim Axolotl, welche zeigen, daß allerdings, wie ja auch Pernitzsch annimmt, eine gewisse Pigmentbildungsfähigkeit auch den hellen Tieren, zumindest in ihren Embryonal- und Larvenstadien innewohnt, daß aber infolge einer in der Rasse gelegenen konstitutionellen Schwäche²⁾ Hemmungen auftreten, die je nach den erblichen Verhältnissen zum Teil

¹⁾ Vgl. auch Haecker, Phänogenetik, S. 85, 128, 130.

²⁾ Haecker, Phänogenetik, S. 129.

schon sehr früh sich geltend machen, oder geringer oder stärker auftreten können.

Zur genaueren Untersuchung, inwieweit die gefundenen wechselnden Verhältnisse durch Homozygotie und Heterozygotie zu erklären sind, und ob in dieser Richtung irgendwelche Regelmäßigkeiten sich nachweisen lassen, müßten alle nur möglichen Kreuzungskombinationen herangezogen werden. Und das Studium dieser Verhältnisse bleibt somit späteren Untersuchungen vorbehalten.

D. Zusammenfassung.

Fasse ich alle Untersuchungsergebnisse zusammen, und vergleiche ich die Befunde am konservierten Material mit denen am lebenden Tier, so sehe ich mich zu folgenden Schlußfolgerungen berechtigt:

1. Die epidermalen Pigmentzellen sind autochthone Gebilde der Epidermis. Sie entstehen (vergl. auch Meirowsky und Winkler) durch Umbildung aus pigmentierten Epidermiszellen, die durch zahlreiche Übergangsbilder im Präparat nachzuweisen ist, und die direkt am lebenden Tier beobachtet wurde.

2. Bei erwachsenen Tieren, denen pigmentierte Epidermiszellen fehlen, ist die Bildung von Pigmentzellen durch Umwandlung von Epithelzellen ebenfalls durch Übergangsbilder nachzuweisen.

3. Die im Korium gefundenen „Langerhans'schen Zellen“ und „farblosen Vorstufen der Pigmentzellen“ dürften zu einem großen Teil Xanthophoren sein; vergl. Pernitzsch.

4. Eine Infiltration von Epidermiszellen durch koriale Chromatophoren oder eine Einwanderung von Pigmentzellen in die Epidermis konnte nirgends festgestellt werden, obwohl zugegeben werden muß, daß verzweigte pigmentführende Zellen beim Axolotl im Bindegewebe allerdings früher auftreten als in der Epidermis. Umgekehrt findet keine Bildung korialer Pigmentzellen aus ausgewanderten epidermalen Pigmentzellen statt, worauf der vollkommene Mangel an epidermalen Chromatophoren bei rein weißen Larven hinweist. Es muß also neben der Epidermis auch dem Bindegewebe die Fähigkeit zur Pigment- und Chromatophorenbildung zuerkannt werden.

5. Ein Einwachsen von Ausläufern subepidermaler Chromatophoren in die Interzellularspalten des Epithels ist bei Embryonen und Larven (Fig. 12) sowohl wie bei erwachsenen Tieren eine fast regelmäßige Erscheinung und wird offenbar dadurch hervorgerufen, daß die

Ausläufer bei starkem Wachstum der Zellen den Stellen geringsten Widerstandes folgen. Die so in die Epidermis eingedrungenen Fortsätze zeigen dann eine von den subepidermalen Ausläufern abweichende Form, indem sie den Fortsätzen der epidermalen Pigmentzellen gleichen. Der Formunterschied zwischen korialen und epidermalen Chromatophoren wird also offenbar bedingt durch das umgebende Gewebe. Auch die verschiedenen Typen korialer Melanophoren sind nicht grundsätzlicher Natur, sondern es kann eine aus der anderen entstehen, wobei vermutlich ebenfalls die Umgebung eine Rolle spielt.

6. Die Ballung und Ausdehnung des Pigments geschieht durch intrazelluläre Körnchenströmung, die Fortsätze werden dabei nicht eingezogen (Ballowitz, Schmidt). Eine beschränkte amöboide Formveränderung ist nur bei jugendlichen Zellen anzunehmen (Fig. P). Eine aktive Bewegung wurde weder bei Pigmentzellen noch bei pigmentierten Epidermiszellen beobachtet. Die beobachteten Lageveränderungen sind als Wachstumsverschiebungen anzusehen.

7. Kern- und Zellteilungen, und zwar Mitosen, kommen bei geringer und stärker pigmentierten Chromatophoren vor. Amitose wurde nirgends beobachtet. Ein Einziehen der Fortsätze erfolgt bei der Teilung nicht. Zell- und Kernteilung gehen nicht immer gleichzeitig vor sich, sondern die Zellteilung kann nach erfolgter Mitose verzögert werden oder ganz unterbleiben. So kommen zweikernige Chromatophoren zustande als vorübergehende oder dauernde Erscheinung. Auch pigmentierte Epidermiszellen mit zwei Kernen sind oft zu finden.

8. Der Ort der ersten Chromatophorenbildung ist an der Oberseite des Kopfes und im Nacken (vergl. Pernitzsch). Am Rumpf entsteht die Pigmentierung in kleinen Komplexen direkt oberhalb der Myomeren, die sich allmählich durch Wachstum ausbreiten.

9. Die pigmentierten Epidermiszellen unterscheiden sich von den gewöhnlichen Zellen durch ihre Gestalt und den länger bestehenden Dotterreichtum. Eine direkte Umwandlung des Dotters in Pigment ist aber nicht anzunehmen. Die pigmentierten Epidermiszellen sind als Epithelzellen anzusehen, die längere Zeit ihren embryonalen Charakter bewahren (Schapitz, Haecker). Zum Teil bilden sie sich zu verästelten Pigmentzellen um, zum Teil werden sie wieder zu gewöhnlichen Epidermiszellen, sei es durch einfachen Abbau von Dotter und Pigment, sei es durch fortgesetzte Teilung (Haecker). Ein Teil geht auch durch Ablösung von der Körperoberfläche zugrunde.

10. Pigmentierte Epidermiszellen werden sowohl bei Embryonen angelegt, die sich zu dunklen Tieren entwickeln, als auch bei solchen, aus denen helle Tiere entstehen. In beiden Rassen können aus ihnen epidermale Pigmentzellen hervorgehen, die ihrerseits zum Teil später zugrunde gehen. Helle Tiere haben daher entweder keine oder nur ganz vereinzelte epidermale Chromatophoren. Auch bei dunklen Tieren kann nachträglich eine Rückbildung erfolgen. Bei hellen Larven haben auch die korialen Chromatophoren einen ausgesprochen atrophischen Charakter.

11. Der Abbau einmal gebildeter epidermaler Pigmentzellen in der normalen Entwicklung geht unter den gleichen Erscheinungen vor sich wie der Zerfall der Chromatophoren vor dem Absterben. Auf Reize reagieren die korialen Pigmentzellen im allgemeinen stärker als die epidermalen (H. Müller, Meyerson).

12. Zwischen der Entwicklung der epidermalen und korialen Pigmentzellen besteht keine feste Korrelation. Es kommen folgende Hauptfälle vor:

- a) Stark und reichlich entwickelte koriale und epidermale Pigmentzellen (offenbar bei rein homozygotisch schwarzen Larven);
 - b) stark und reich entwickelte koriale, aber wenig oder keine epidermale Pigmentzellen;
 - c) mäßig, aber normal entwickelte koriale und epidermale Pigmentzellen;
 - d) mäßig koriale atrophische und vereinzelte oder keine epidermale Pigmentzellen (offenbar bei rein homozygotisch weißen Larven).
- Scharfe Grenzen zwischen den angeführten Fällen sind nicht zu ziehen, da sie durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden sind¹⁾.

13. Was die Rassenunterschiede anbelangt, so sind zunächst helle und dunkle Embryonen und Larven zu unterscheiden. Die dunklen unterscheiden sich von den hellen dadurch, daß bei ihnen sowohl koriales wie epidermales Pigment entwickelt ist. Bei den dunklen muß man dann wieder ganz dunkle und weniger dunkle unterscheiden. Jene zeichnen sich durch starke koriale und epidermale Pigmentierung aus.

¹⁾ Inwiefern die epithelialen Pigmentzellen in ihrer Ausbildung durch die Xanthophoren des Koriums beeinflußt werden, so wie dies Herbet für den Feuersalamander angibt (Abhandl. d. Heidelberger Akademie der Wissensch. Mathem. naturw. Klasse 7. Abl. 1919, S. 27), habe ich nicht untersuchen können, da mir zur Zeit des Erscheinens dieser Arbeit kein Larvenmaterial mehr zur Verfügung stand.

während bei diesen alle möglichen Abstufungen vorkommen, indem sowohl das koriale wie das epidermale Pigment eine Verringerung erfahren, oder auch das epidermale Pigment ganz oder fast ganz fehlen kann. Das koriale Pigment fehlt bei den dunklen nie. Auch innerhalb der hellen Larven muß man wieder zwischen ganz hellen und weniger hellen unterscheiden. Bei jenen fehlt das epidermale Pigment vollkommen, bei diesen ist es mehr oder weniger stark ausgebildet. Auch das koriale Pigment erfährt bei allen hellen Larven eine Verminderung, und die Pigmentzellen selbst zeigen meist eine starke Atrophie.

Literaturnachweis.

1. Adachi, Hautpigment bei den Menschen und bei den Affen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol. Bd. 6 (Referat im Neapeler Jahresbericht 1903).
2. Aeby, Chr., Die Herkunft des Pigmentes im Epithel. Mediz. Zentralbl. 1885. Nr. 16.
3. Ballowitz, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biol. Centralbl. B. 13. 1893.
4. — Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 56. 1893.
5. — Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophorenplasmas. Arch. f. d. ges. Physiol. 157.
6. — Das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische. Biol. Centralbl. 33.
7. — Vier Momentaufnahmen der intrazellulären Pigmentströmungen in den Chromatophoren erwachsener Knochenfische. Arch. f. Zellf. 12. Heft. 4. 1914.
8. — Zur Kenntnis des feineren Baues des Chromatophorenprotoplasmas. Ebendort.
9. Bloch, Br., Das Problem der Pigmentbildung in der Haut. Arch. f. Dermatologie u. Syph. 124. 1917.
10. Carrière, J., Die postembryonale Entwicklung von *Siredon pisciformis*. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 24. 1885.
11. Ehrmann, S., Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen der Menschen und Wirbeltiere in ihrer Entwicklung, nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel. Bibl. medica. 1896. Bd. II. Heft 6. Referat im Neapeler Jahresbericht 1897.
12. — Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes. Vierteljahrsschrift f. Dermatologie u. Syph. 1885/86.
13. — Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Untersuchungen am Farbenwechsel der Amphibien. Arch. f. Dermatologie u. Syph. 1892. 24. Jahrg.
14. — Zur Kenntnis von der Entwicklung und Wanderung des Pigments bei den Amphibien. Arch. f. Dermatologie u. Syph. 24. Jahrg. 1892.
15. — Über die Entwicklung des Pigmentes bei Amphibien. Zentralbl. f. Physiol. 1895.
16. — Die Weigertsche Fibrin-Färbungsmethode und das Studium des Oberhaut-Pigments. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 43.
17. Flemming, Über die Teilung von Pigmentzellen und Kapillarwandzellen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 35.

18. Franz, V., Zur Struktur der Pigmentzellen. Biol. Centralbl. Bd. 28. 1908.
19. Fuchs, R. F., Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Handb. d. vergleichenden Physiologie. III. Bd. 1. Hälfte. 2. Teil. 1914.
20. Grund, Experimentelle Beiträge zur Genese des Epidermispigmentes. Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. 7. Suppl. 1905.
21. Haacke, W., Über Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische Fragen. Biol. Centralbl. 15. 1895.
22. Haecker, V., Zur Eigenschaftsanalyse der Wirbeltierzeichnung. Die Wachstumsordnung der Axolotlhaut. Biol. Centralbl. Bd. 36. 1916.
23. — Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Verlag von Fischer, Jena. 1918.
24. Herbst, K., Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere I. Abh. Heidelb. Ak. Wiss., Math.-nat. Klasse, 7. Abh. 1919.
25. Hooker, D., The reactions of melanophores of *Rana fusca* in the absence of nervous control. Zeitschr. f. allg. Physiol. 14. 1913.
26. — Ameboid movement in the corial melanophores of frogs. Anat. Record. VIII. 1914
27. Jarisch, Über die Anatomie und Entwicklung des Oberhautpigmentes beim Frosch. Arch. f. Dermatologie u. Syph. 23. Jahrg. 1891.
28. — Zur Anatomie und Herkunft des Oberhaut- und Haarpigmentes beim Menschen und bei den Säugetieren. Arch. f. Dermatologie u. Syph. 23. Jahrg. 1891.
29. — Über die Bildung des Pigments in den Oberhautzellen. Arch. f. Dermatologie u. Syph. 24. Jahrg. 1892.
30. Kodis, Th., Epithel und Wanderzelle in der Haut des Froschlarvenschwanzes. Arch. f. Physiol. v. Dubois-Reymond. 1889. Suppl. f. Physiol.
31. Külliker, Über die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.
32. — Woher stammt das Pigment in den Oberhautgebilden. Anatom. Anzeiger. 1887.
33. Kreibich, Über das melanotische Pigment der Epidermis. Arch. f. Dermatologie u. Syph. 1913. 118.
34. — Über die Entstehung des melanotischen Hautpigments. Wien. klin. Wochenschr. 1911.
35. List, J. H., Zur Herkunft des Pigments in der Oberhaut. Anatom. Anzeiger. IV. 1880. Biol. Centralbl. 1889. 10.
36. Loeb, L., Über die Bildung des Pigments in der regenerierenden Haut. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 32. Heft 1. 1911.
37. Meirowsky, E., Über den Ursprung des melanotischen Pigments der Haut und des Auges. Monographie 1908. Leipzig, Verlag von Klinkhardt.
38. — Beiträge zur Pigmentfrage. Monatshefte für prakt. Dermatologie. 42. und 43. Bd. 1906.
39. — Über den Pigmentierungsvorgang bei der Regeneration der Epidermis nach der Finsenbestrahlung. Monatsheft f. prakt. Dermatologie. Bd. 44. 1907.
40. Meyerson, S., Zur Pigmentfrage. Virchows Arch. Bd. 118. 1889.
41. Ogneff, J. F., Über die Veränderungen in den Chromatophoren bei Axolotln und Goldfischen bei dauernder Lichtentbehrung und Hungern. Antom. Anzeiger. 32. 1908.

42. Oppel, A., Gewebekulturen. Sammlung Vieweg: Tagesfragen aus den Gebieten der Naturwissenschaft und Technik. Heft 12. 1914.
43. — Demonstration der Epithelbewegung im Explantat von Froschlarchen. Anatom. Anzeiger. 45. 1914.
44. Paulicki, Über die Haut des Axolotls. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 24. 1885.
45. Pernitzsch, F., Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 82.
46. Pfitzner, W., Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb. 6. 1880.
47. Rabl, H., Über die Herkunft des Pigments in der Haut der urodelen Larven. Anatom. Anzeiger. Bd. 10. 1894.
48. — Pigment und Pigmentzellen in der Haut der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet. 6. Bd. 1892.
49. Rosenstadt, B., Studien über die Abstammung und Bildung des Hautpigments. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50. 1897.
50. Schapitz, R., Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma, ein Beitrag zur Kenntnis der Keimbahn der urodelen Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 79. 1912.
51. Schmidt, W. J., Die Chromatophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 90. 1917.
52. — Vollzieht sich die Ballung und Expansion des Pigments in den Melanophoren von Rana nach Art amöboider Bewegungen oder durch intrazelluläre Körnchenströmungen? Biol. Centralbl. Bd. 39. 1919.
53. — Einige Versuche mit Bruno Blochs „Dopa“ an Amphibienhaut. Dermatologische Zeitschr. Bd. 27. Heft 5. 1919.
54. Schreiber u. Schneider, Eine Methode zur Darstellung von Pigmenten und ihrer farblosen Vorstufen. Münchener med. Wochenschr. 1908.
55. Schuberg, A., Untersuchungen über Zellverbindungen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. 74. 1903.
56. Schwalbe, G., Über den Farbenwechsel winterweißer Tiere. Ein Beitrag vom Haarwechsel und zur Frage nach der Herkunft des Hautpigments. Morphol. Arbeiten. Bd. II, Heft 3, 1893.
57. — Über die Hautfarbe des Menschen und der Säugetiere. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 11. 1892.
58. Solger, Zur Struktur der Pigmentzelle. Zool. Anz. 12. 1889.
59. — Nachtrag. Zool. Anz. 13. 1890.
60. — Zur Kenntnis der Pigmentzelle. Anat. Anz. 6. 1891.
61. — Über pigmentierte Zellen und deren Zentralmasse. Mitt. aus dem naturwiss. Verein für Neuropommern und Rügen, in Greifswald. 12. Berlin. 1890.
62. Tornier, G., Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen. Zool. Anz. 32.
63. Winkler, Studien über Pigmentbildung. Arch. f. Entw.-Mech. 24. 1910.
64. — Beobachtungen über die Bewegungen der Pigmentzellen. Arch. f. Dermatologie u. Syph. Bd. 101. 1910.
65. Zimmermann, K. W., Über die Teilung der Pigmentzellen, speziell der verästelten intraepithelialen. Arch. f. mikrosk. Anat. 36.
66. — Studien über Pigmentzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. 41. 1892.
7. — Über die Konstruktion der Pigmentzellen der Knochenfische. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 1893.

Kleinere Mitteilungen.

Die Farbfaktoren von *Eschscholtzia mexicana* Greene.

Von J. C. Th. Uphof, Bussum (Holland).

(Eingegangen am 9. Februar 1921.)

Eine der ersten Frühlingspflanzen im Südwesten der Vereinigten Staaten und besonders im südlichen Arizona ist *Eschscholtzia mexicana* Greene, welche im Hügelland und hie und da auch in dem flachen Wüstengebiet ausgedehnte Strecken bedeckt. Die Art steht der allgemeiner bekannten *E. californica* sehr nahe, erreicht jedoch nicht die gleiche Größe, wird durchschnittlich nur etwa 10—20 cm hoch.

Unter den wildwachsenden Pflanzen finden sich schon verschiedene Farbrassen. Diese Rassen hat Verf. einer Faktorenanalyse unterzogen. Einige von den erkannten Faktoren zeigen nichts Besonderes, einige andere scheinen aber der Veröffentlichung wert.

Die Zahl der verschiedenen wild vorkommenden Rassen ist anscheinend vier, in Wirklichkeit aber fünf, nämlich: weiß, gelb, gelb mit orangefarbiger Basis der Kronenblätter, und außerdem gibt es zwei orangefarbige Sippen, die äußerlich nicht ohne weiteres unterscheidbar sind, bei Kreuzungen aber Unterschiede hervortreten lassen.

Von diesen Formen finden sich im Wildzustande einige gemischt untereinander wachsend, zum Teil finden sich aber die Sippen bestandsweise getrennt, entweder im Hügel oder im Flachlande vor und stehen so isoliert, daß sie, soweit es die Farben betrifft, eine konstante Nachkommenschaft geben, weil sie nicht durch andersfarbige Individuen befruchtet werden konnten.

So fand ich auf einem Gelände bei Los Nogales einen großen Bestand der weißblühenden Sippe. Viele Kilometer davon entfernt, nördlich von dem Santa Rita-Gebirge konnte ich ebenfalls einen solchen einheitlichen Bestand einer weißen Varietät feststellen, es ist anzunehmen, daß diese beiden Bestände unabhängig voneinander aus einer gefärbt blühenden Rasse entstanden sind.

Die gelben Sippen und ebenso die gelben mit orangefarbiger Basis und die ganz orangefarbigen kommen viel häufiger vor. Rosafarbige Sippen,

wie man sie bei Kulturformen von *E. californica* oft antrifft, habe ich bei *E. mexicana* nirgends gefunden.

Im Jahre 1913 hatte ich von solchen isolierten Beständen der einzelnen Farbenrassen Samen gesammelt. Die Erwartung, daß die aus Samen gezogenen Nachkommenschaften rein die betreffenden Sippen ergeben würden, wurde durch den Versuch bestätigt.

Zwischen diesen Farbenrassen wurden die folgenden Kreuzungen vorgenommen:

1. Weiß aus Los Nogales \times weiß aus Santa Rita.
2. Weiß aus Los Nogales \times gelb.
3. Gelb \times gelb mit orange Fuß.
4. Gelb \times Orange I.
5. Gelb \times Orange II.
6. Weiß aus Los Nogales \times Orange I.
7. Weiß aus Los Nogales \times Orange II.
8. Orange II \times Orange I.
9. Orange II \times gelb mit Orange Fuß.
10. Weiß aus Los Nogales \times gelb mit orange Fuß.

Von diesen Versuchen sind die Kreuzungen 5, 6, 7 und 8 am bedeutendsten, jedoch will ich sie alle erwähnen.

1. Die Kreuzungen zwischen den beiden weißen Varietäten wurden vorgenommen in der Hoffnung, vielleicht eine neue Farbkombination hervorrufen zu können, wie das z. B. Bateson in seinen bekannten weißblumigen Varietäten von *Lathyrus odoratus* erhalten hat. Aus meinen Versuchen mit *E. mexicana* habe ich immer nur weißblumige F_1 erhalten.

2. Aus der Kreuzung von einer weißblumigen mit einer gelbblumigen Sippe war F_1 gelbblumig und spaltete in F_2 nach der Erwartung in etwa 75% (78%) gelben und 25% (22%) weiß. Im nächsten Jahre erwiesen sich ein Drittel der ersten homozygot gelb, und die anderen spalteten in gelb und weiß.

3. Gelb mit gelb und orange Fuß gab in der F_1 Pflanzen, welche alle gelblütig mit orange Fuß waren, und spaltete mutatis mutandis gerade wie die obengenannte Kombination auf.

Ganz anders sind die Verhältnisse in den zwei folgenden Kreuzungen 4 und 5. Die Mutterpflanzen waren von zwei verschiedenen Standorten gesammelt. Ich erwartete die gleichen Befunde; jedoch gaben die beiden Kreuzungen verschiedene Resultate. Der Unterschied zwischen den beiden gänzlich orangefarbenen Sippen liegt darin, daß die eine, welche wir Orange I nennen, einen Faktor für Orange hat, der über das ganze Blumenblatt geht: die andere Sippe, welche gerade so aussieht und welche wir Orange II nennen, hat auch denselben Orangefaktor und dazu noch einen Orangefaktor, welcher sich nur an der Basis der Blumenblätter äußert,

aber nur erkennbar wird, wenn man diese Sippe mit einer Sippe mit anderer Blumenfarbe kreuzt.

Ganz dem eben Gehörten entsprechend sind die Ergebnisse der Kreuzungen 6 und 7. Aus allen Kreuzungen, an denen Orange II beteiligt ist, menden in F_2 immer außer weißen und orangen auch weiße mit orange Basis gefärbte Pflanzen heraus.

Kreuzung 8 gibt nur orangefarbige Blumen.

Bei der Kreuzung 9 (Orange II \times gelb mit orange Basis) war F_1 orangefarbig und F_2 gab die erwartete Aufspaltung 3 orange : 1 gelb mit orange Basis.

Ebenso ergab Kreuzung 10 die erwartete unifaktorielle Aufspaltung.

Es wäre von Interesse festzustellen, ob auch bei der verwandten Art *E. californica* die zweierlei bei *E. mexicana* gefundenen Typen von Orange auftreten.

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

Bericht über die Gründung und die erste Jahresversammlung (3.—5. August 1921).

In rascher Entwicklung hat sich die Vererbungswissenschaft in den zwei Jahrzehnten ihres Bestehens zu einem umfangreichen Teilgebiet biologischer Forschung entfaltet. Nicht mit Unrecht wird heute das Vererbungsproblem vielfach als das Zentralproblem der Biologie bezeichnet. Es sind die verschiedensten Disziplinen, die sich bei der Bearbeitung dieses Problems zusammenfinden. Botanik und Zoologie, die oft genug mehr, als gut war, getrennte Wege gingen, kommen hier wieder zusammen, sodann wird wieder eine Verbindung hergestellt zwischen den theoretisch arbeitenden Biologen und den Praktikern, den Pflanzen- und Tierzüchtern. Um die Erforschung der menschlichen Erbllichkeit müht sich eine große Zahl von Medizinern der verschiedensten Richtung, Anatomen, Anthropologen, Hygieniker, Pathologen, Psychiater, denen sich die Psychologen anschließen. Die große Ausdehnung, die die erbkundliche Forschung in den letzten Jahren angenommen hat, ließ den Wunsch nach einem engeren Zusammenschluß aller auf dem Gebiete Tätigen rege werden. Allerdings bestand vor dem Kriege bereits eine internationale Vereinigung der Genetiker, die alle vier Jahre eine Versammlung abhielt. Die letzte Versammlung war 1911 in Paris, die nächste sollte 1915 in Deutschland sein; mit der Vorbereitung war Professor Baur (Berlin) beauftragt worden. Der Krieg machte die Versammlung unmöglich. Versuche, sie jetzt zustande zu bringen, scheiterten. Da also offenbar der Zeitpunkt

zu einem internationalen Zusammengehen der Genetiker noch nicht gekommen ist, faßten die Herren Baur-Dahmsdorf, Correns-Dahlem und Goldschmidt-Dahlem den Plan, eine Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft ins Leben zu rufen. Sie traten mit einer Reihe deutscher Genetiker, teils Theoretiker, teils Praktiker, in Verbindung, und als das Resultat dieser ersten Verhandlungen wurde folgender Aufruf versandt.

Aufruf

zur Gründung einer Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

In den letzten 20 Jahren hat sich die Vererbungslehre zu einem so selbständigen und umfangreichen Wissensgebiet entwickelt, daß sich die darin tätigen Forscher — seien es nun Botaniker, Zoologen, Landwirte oder Mediziner — vielfach aus ihrer Ausgangswissenschaft gelöst und dafür untereinander verbunden fühlen. Dieser Zusammenhang soll durch eine Gesellschaft für Vererbungswissenschaft noch enger gestaltet werden. Sie soll alle aufnehmen, die in Deutschland und Deutsch-Österreich theoretisch und praktisch auf diesem Gebiete arbeiten, und einmal im Jahre zu einer Versammlung vereinigen, in der durch Einzelberichte und Sammelreferate der Gedankenaustausch der Mitglieder gefördert werden soll. Die erste Zusammenkunft, in der auch die Satzungen der Gesellschaft festgelegt werden sollen, ist für den Anfang August 1921 in Berlin-Dahlem in Aussicht genommen. Der Jahresbeitrag soll so niedrig bemessen werden, daß er eben die Kosten deckt.

Die Unterzeichneten bitten, auf beiliegender Postkarte sich zur Mitgliedschaft anzumelden, und auch solche Kollegen, denen aus Versehen dieser Aufruf nicht zugeht, für unsere Sache zu gewinnen. Falls uns keine gegen-
teilige Bemerkung zugeht, nehmen wir an, daß die Anmeldung zur Mitgliedschaft gleichzeitig das Einverständnis damit bedeutet, daß die in Berlin ansässigen Unterzeichneten die erste Jahresversammlung vorbereiten und rechtzeitig dazu einladen.

Berlin-Dahlem, den 25. November 1920.

Barfurth, Baur, Buder, Burgeff, Correns, Fischer, Fruwirth, Goldschmidt, Gruber, Haecker, Hartmann, Herbst, Kießling, Kronacher, Lehmann, Lenz, Martius, Plate, Poll, Renner, Roux, Rüdin, v. Rümker, Sommer, Tischler, Tschermak, Wettstein, Winkler, Woltereck.

Auf diesen Aufruf hin ging bereits eine große Zahl von Anmeldungen ein, so daß die Gründung der Gesellschaft gesichert erschien. Der Gründungsausschuß, bestehend aus den Herren Baur, Correns und Goldschmidt, denen bald auch Herr Nachtsheim helfend zur Seite trat, begann nunmehr

mit den Vorbereitungen zur Gründungsversammlung, für die der 3. 5. August festgesetzt wurden. An jedem der drei Sitzungstage sollte in den Mittelpunkt der Verhandlungen ein Referat mit anschließender Diskussion gestellt werden. Das Referat des ersten Tages über „Speziesbastarde“ sollte Herr Wettstein-Wien, das des zweiten Tages über „Kern und Plasma in ihrer Bedeutung für die Vererbung“ Herr Nachtsheim-Berlin, das des dritten Tages über „Vererbung beim Menschen“ Herr Lenz-München übernehmen. Dieses vorläufige Programm wurde durch verschiedene Zeitschriften und durch gedruckte Einladungen den auf vererbungswissenschaftlichem Gebiete Arbeitenden zur Kenntnis gebracht und gleichzeitig zur Anmeldung von Vorträgen aufgefordert. Die Satzungen der zukünftigen Gesellschaft wurden von Herrn Baur entworfen und von dem Ausschuß durchberaten, um dann in der Eröffnungssitzung der Versammlung zur Annahme vorgelegt zu werden.

Nachdem in den letzten Julitagen das endgültige Programm zusammengestellt worden war, wurde der Kongreß am 2. August durch einen Begrüßungsabend im Zoologischen Garten eingeleitet. Zu diesem hatte sich bereits eine große Zahl von Teilnehmern, auch aus dem Auslande, eingefunden. Der Verlauf des Abends versprach einen guten Erfolg der Versammlung.

Die Sitzungen des ersten Tages, am 3. August, fanden in der Landwirtschaftlichen Hochschule statt, während für die Demonstrationen die Räume des Instituts für Vererbungsforschung zur Verfügung standen. Zur Eröffnungssitzung um 9 Uhr hatte sich eine große Zahl von Teilnehmern, etwa 200, eingefunden. Es sei hier besonders der aus dem Auslande Erschienenen Erwähnung getan. Es waren anwesend: aus Deutsch-Österreich Professor Fruwirth als Vertreter der Gesellschaft für Pflanzenzüchtung in Wien, Professor Löhner-Graz, aus der Schweiz Professor Ernst-Zürich, Dr. Witschi-Basel, Frl. Dr. Zollikofer-Zürich, aus Holland Dr. Sirks-Wageningen, Professor Stomps-Amsterdam, Frl. Professor Tammes-Groningen, aus Dänemark Dr. v. Fritschen-Slagelse, aus Norwegen Frau Dr. Mjøn-Kristiania, Professor Mohr-Kristiania, Professor Wille-Kristiania, Staatskonsulent Wriedt-Ski, aus Bulgarien Dr. Konsuloff-Sofia, aus Finnland Dr. Collander-Helsingfors, aus Spanien Professor Maynar-Zaragoza, aus Brasilien Professor Briquet. Aus Schweden kam ein in herzlichen Worten gehaltenes Begrüßungstelegramm der Mendelschen Gesellschaft in Lund, gezeichnet von Professor Nilsson-Ehle-Lund und Dr. Heribert-Nilsson-Landskrona, die sehr bedauerten, nicht an dem Kongreß teilnehmen zu können. Auch aus dem Inland kamen Begrüßungen, so von Professor R. Fick-Berlin, Professor G. Frölich-Halle, Direktor Kühle-Quedlinburg, der namens der Gesellschaft zur Förderung der deutschen Pflanzenzucht Glückwünsche sandte.

1. Sitzung.

Um 9¹⁵ Uhr wurde die erste Sitzung von Herrn **Baur-Dahmsdorf** mit folgender Begrüßungsansprache eröffnet:

Meine Damen und Herren!

Ich eröffne die Gründungsversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft und freue mich, eine so stattliche Anzahl Mitglieder und Gäste hier begrüßen zu können. Ganz besonders begrüße ich die Fachgenossen aus dem Deutschland außerhalb der Reichsgrenzen, die trotz aller Valutanot gekommen sind. Ich gedenke aber auch der zahlreichen anderen Mitglieder in den von uns abgetrennten Gebieten, vor allem aus Österreich und Deutsch-Böhmen, die nicht haben kommen können.

Ich heiße auch eine große Anzahl von Fachgenossen aus dem Auslande, der Schweiz, Spanien, Holland, Dänemark, Norwegen, Finnland, Bulgarien und Brasilien in unserer Mitte herzlich willkommen.

Die Gründung unserer Gesellschaft ist zum Teil veranlaßt durch das kindische Vorhaben der Entente-Länder, die deutsche Wissenschaft zu boykottieren und uns von den internationalen Kongressen auszuschließen. Ich weiß freilich, daß die führenden Genetiker in England und Amerika über diesen Unsinn erhaben sind, aber trotzdem ist es gut, wenn wir zeigen, daß wir auch unsere eigenen Wege gehen können und Manns genug sind, um selber eine Tagung abhalten zu können.

Wir haben eine sehr reichhaltige Tagesordnung, und ich bitte die Versammlung daher, den geschäftlichen Teil so sehr als möglich abzukürzen. Wir haben zunächst die Satzungen zu beschließen. Ich bitte Sie namens des Vorbereitungsausschusses, vorläufig einfach den von uns vorgeschlagenen Entwurf, der Ihnen allen schriftlich vorliegt¹⁾, ohne Diskussion anzunehmen. Erweist sich etwas als unzweckmäßig, so kann es später ohne weiteres geändert werden. Wenn kein Widerspruch erfolgt, so nehme ich an, daß Sie mit diesem Vorschlag einverstanden sind.

Herr Lenz-München schlägt als Name der Gesellschaft vor: „Deutsche Gesellschaft für Erblchkeitslehre“. Der Antrag wird durch Mehrheitsbeschluß abgelehnt.

Herr Baur: Ich stelle, da weiter keine Anträge vorliegen, nunmehr die Gesamtsatzungen zur Abstimmung und schlage vor, sie durch allgemeinen Beifall anzunehmen. Widerspruch erfolgt nicht, somit sind die Satzungen nach dem vorliegenden Entwurf angenommen.

Wir haben nunmehr den Vorstand für das laufende und für das nächste Jahr zu wählen. Wir können wohl auch hier wieder ein abgekürztes Verfahren einschlagen und gleichzeitig die beiden Wahlen vornehmen. Die Wahl des Vorstandes für 1922 hängt ab von der Wahl des nächsten Ver-

¹⁾ Die Satzungen sind am Schluß dieses Berichtes abgedruckt.

samlungsortes. Namens des Vorbereitungsausschusses schlage ich Ihnen Wien vor und bitte zunächst über diesen Vorschlag abzustimmen. Wenn kein Widerspruch erfolgt, nehme ich an, daß Sie alle mit dem Vorschlag einverstanden sind. Widerspruch erfolgt nicht, somit ist Wien als Ort der nächstjährigen Versammlung gewählt. Ich schlage ferner vor, im nächsten Jahre einen späteren Zeitpunkt zu wählen und schlage die zweite Septemberhälfte vor, indem wir es dem Vorstand überlassen, den genauen Zeitpunkt zu bestimmen. Ich stelle fest, daß auch dieser Vorschlag ohne Widerspruch angenommen ist. Nach Erledigung dieser Vorfragen können wir zur Wahl der beiden Vorstände schreiten. Für das laufende Jahr schlage ich als Vorsitzenden Herrn Correns und als Schriftführer Herrn Nachtsheim vor, für das nächste Jahr als Vorsitzenden Herrn Wettstein-Wien und als Schriftführer wiederum Herrn Nachtsheim. Es schien uns im Ausschusse angezeigt, daß das Schriftführeramt möglichst lange von dem gleichen Kollegen verwaltet wird.

Wenn kein Widerspruch erfolgt, nehme ich an, daß die Versammlung einstimmig für die Wahl nach dem eben gemachten Vorschlage sich ausspricht. Widerspruch erfolgt nicht, und ich frage die Herren Correns und Nachtsheim, ob sie bereit sind, die Wahl anzunehmen.

Das ist der Fall.

Meine Damen und Herren, ich danke Ihnen für die rasche Erledigung des geschäftlichen Teiles und bitte nunmehr unsern neugewählten Vorsitzenden, seines Amtes zu walten.

Herr Correns spricht zunächst sein Bedauern darüber aus, daß das für den ersten Tag angesetzte Referat von Herrn R. Wettstein-Wien über „Speziesbastarde“ infolge ernstlicher Erkrankung des Referenten ausfallen muß. Es stehen indessen mehrere Vorträge zu diesem Thema auf der Tagesordnung. Als erster erhält das Wort¹⁾

Herr A. Ernst-Zürich: Artkreuzungen in der Gattung *Primula*.

Das Vorkommen zahlreicher spontaner Bastarde, die Existenz verschiedener + konstanter, üppig entwickelter und reichlich samenbildender Kulturformen vermutlich hybriden Ursprunges, das Vorkommen von Gigasformen, von Fortpflanzungsanomalien usw. ließen es aussichtsreich erscheinen, umfassende Untersuchungen über Artbastarde in der Gattung *Primula* einzuleiten. Die im Vortrag mitgeteilten vorläufigen Resultate lassen sich unter Wegfall des belegenden Zahlen- und Illustrationsmaterials wie folgt resumieren.

1. Bei sämtlichen heterostylen Arten, die bis jetzt aus den Gruppen *Primulastrum* und *Auriculastrum* untersucht worden sind, setzen die beiden Blütenformen bei legitimer Bestäubung gleich leicht Frucht an. Bei illegi-

¹⁾ Für die Referate der Vorträge sind die Vortragenden selbst verantwortlich.

timer Fremdbestäubung wie bei Selbstbestäubung bleibt der Fruchtansatz ganz aus oder ist doch bedeutend geringer als nach legitimer Bestäubung. Bei Artkreuzungen ist der Fruchtansatz nicht wesentlich schwächer als nach legitimer Artbestäubung, sofern die Kreuzung zwischen verschiedengriffli gen Individuen erfolgt.

2. Die aus den meisten Artkreuzungen hervorgehenden Früchte stehen den legitim zwischen verschiedengriffli gen Individuen einer Art erzeugten Früchten hinsichtlich Samenzahl, Samengröße und -gewicht und Keimkraft der Samen nicht oder nur wenig nach. Immer ist die Anzahl von Individuen aus Kreuzungsfrüchten größer, ihre Entwicklung kräftiger als derjenigen aus Selbstbestäubung oder illegitimer Fremdbestäubung artgleicher Individuen.

3. Die F_1 -Bastarde stehen in ihrer Gesamterscheinung intermediär zwischen den Eltern. Sie vereinigen deren dominante Merkmale, wobei allerdings bei den einzelnen Individuen die Dominanz einzelner Merkmale nicht in gleichem Maße zur Ausprägung kommt, so daß auf den ersten Blick die aus einer Frucht hervorgehende Nachkommenschaft recht polymorph und — sofern auch Unterschiede in der Blütenfarbe vorhanden sind — auch polychrom erscheint.

Die Nachkommenschaft aus reziproken Kreuzungen ist verschieden. In einer ganzen Reihe von Merkmalen, vor allem in der Blütenfärbung, sind die Bastarde deutlich matrokin.

4. Alle innerhalb der Artengruppen *Primulastrum* und *Auriculastrum* experimentell erzeugten Bastarde sind in hohem Maße fertil. Ihre Fertilität äußert sich

a) in der regen Fruchtproduktion bei legitimer Befruchtung zwischen verschiedengriffli gen Individuen der F_1 -Generation,

b) bei Rückkreuzung von F_1 -Individuen als Vater oder Mutter mit dem einen oder anderen Elter, und

c) in einer in auffallendem Grade gesteigerten Selbstfertilität. Eine ähnlich erhöhte Selbstfertilität zeichnet auch eine ganze Anzahl von Kulturformen aus, was mit anderen Merkmalen stark für deren hybriden Ursprung spricht.

5. F_2 -Generationen mit größeren Individuenzahlen sind bis jetzt erst innerhalb der Reihe *Primulastrum* — speziell von den Bastarden *Pr. (acaulis* \times *Juliae)* erhalten worden. Es erfolgt eine typische Aufspaltung in eltern-ähnliche und solche Formen, die alle möglichen Kombinationen der Merkmale von *Primula acaulis* und *Pr. Juliae* aufweisen. Nicht selten sind in den F_2 -Generationen Individuen mit Abweichungen von beiden Eltern und Anomalien, insbesondere in der Blütenbildung (Petaloidie, Spaltung, Schlitzung oder Wellung der Kronblätter usw.). Es ist zu erwarten, daß sich in ausgedehnten F_2 -Kulturen Individuen feststellen und isolieren lassen werden, welche den Ausgangsformen der Zierprimeln aus der *acaulis*- und *auricula*-Gruppe nahe kommen dürften.

6. Das Studium einer dieser Gartenformen vermutlich hybriden Ursprunges, der *Pr. hortensis*, welche nach Kerner und Wettstein aus dem Bastard *Pr. (auricula × hirsuta)* hervorgegangen sein soll, hat bis jetzt folgende Resultate gezeitigt.

a) *Pr. hortensis* zeigt nach legitimer Bestäubung beider Blütenformen ebenso reichlichen Fruchtausatz wie irgend eine der wilden Primeln. Sie übertrifft alle bis jetzt untersuchten Arten, ganz besonders ihre hypothetischen Stammarten durch starke Selbstfertilität, insbesondere ihrer kurzgriffligen Form. Sie ist ferner fast unbeschränkt fertil bei Kreuzung mit den Stammarten *Pr. auricula* und *hirsuta*.

b) Die Nachkommenschaft von ca. 15 aus zwei Gartensortimenten stammenden Versuchspflanzen ist nach Selbstbestäubung, legitimer Bestäubung zwischen verschiedengriffligen Pflanzen und nach Kreuzung mit *Pr. auricula* und *hirsuta* stark verschieden. Die in Analogie zu *Primula Kewensis* vermutete partielle Apogamie ist nicht vorhanden. Der Samenbildung geht eine jedenfalls normale Befruchtung voraus.

c) *Pr. hortensis* unterscheidet sich dagegen von den hypothetischen Stammarten und auch von deren experimentell erzeugten F_1 -Bastarden in der Chromosomenzahl der Kerne. Die Chromosomenzahlen der einzelnen Versuchspflanzen sind ungleich, sie liegen zwischen dem doppelten und vierfachen der Haploidzahl von *Pr. auricula* und *hirsuta*. Aufgabe der weiteren Untersuchungen wird es sein, die Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und den Fortpflanzungs- und Vererbungserscheinungen der verwendeten Individuen von *Pr. hortensis* und ihrer Nachkommenschaften genau zu bestimmen und in der Nachkommenschaft aus den Kreuzungen *Pr. auricula × hirsuta* nach Individuen mit entsprechend veränderten Chromosomenzahlen zu suchen.

Die Diskussion der mitgeteilten Versuchsergebnisse bleibt der ausführlichen Arbeit vorbehalten.

Da die beiden nächsten Vorträge ähnliche Themata behandelten, wurde die Diskussion bis nach dem dritten Vortrag verschoben. Es folgte

Herr O. Renner-Jena: Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Ootheren.

Bei gewissen Kreuzungen reingrüner Ootherensippen entstehen regelmäßig in beträchtlicher Anzahl Individuen mit geschecktem Sproß, oft als typische Sektorial- oder auch als Periklinalchimären; schon de Vries berichtet mehrfach davon. Was diese Scheckung bedeutet, ist an Kreuzungen zwischen der homozygotischen *Oenothera Hookeri* und der komplex-heterozygotischen *Oe. Lamarekiana* klar geworden. Die Kreuzung $H. \times L.$ liefert in F_1 die Zwillingbastarde $lacta = {}^h Hookeri \cdot gaudens$ und $velutina = {}^h Hookeri \cdot velans$, beide in kräftiger grüner Form. Die reziproke Kreuzung $L. \times H.$ gibt eine

starke grüne *laeta*, aber eine *velutina*, deren Individuen teils ganz blaß gelbgrün sind und dann meist früh sterben, teils blaß- und dunkelgrün gescheckt sind und dann + kräftige blühbare Pflanzen werden. Die Kernkombinationen sind in den beiden reziproken *velutinac* identisch: gesund ist die Form, die *Hookeri*-Eiplasma besitzt, schwach ist der Mischling mit *Lamarckiana*-Plasma.

In der F_2 spaltet die *Oe. (H. \times L.) laeta* in *laeta* und homozygotische *Hookeri*: beide Typen sind gesund und grün. Der reziproke Mischling *Oe. (L. \times H.) laeta* spaltet in gesunde *laeta* und sehr blasse schwache *Hookeri*, von der ganz wenige Individuen sich bis zur Blühreife entwickeln: Schecken fehlen. Also ist auch homozygotische *Hookeri*, wenn sie *Lamarckiana*-Plasma hat, kaum lebensfähig. Wird dieselbe *Oe. (L. \times H.) laeta* mit dem Pollen der normalen *Hookeri* bestäubt, so entsteht neben grüner *laeta* wieder *Hookeri*, die zum größeren Teil ganz blaß, zum andern Teil dunkelgrün gescheckt ist.

Die blasse, aus der *laeta* abgespaltene *Hookeri* liefert, wenn sie das blühbare Alter erreicht, bei Selbstbestäubung lauter sehr schwache Nachkommen: Schecken fehlen. Wird normale *Hookeri* mit dem Pollen der blassen *Hookeri* bestäubt, so sind alle Nachkommen grün und kräftig. Die reziproke Verbindung, wobei der Pollen von der normalen *Hookeri* stammt, liefert teils ganz blasse, teils dunkelgrün gescheckte Individuen. — Blasse Zweige der sektorial gescheckten *Hookeri* verhalten sich wie ganz blasse Individuen, grüne Zweige wie die normale *Hookeri*. Ebenso geben bei Selbstbestäubung blasse Zweige der gescheckten *velutina* nur blasse, rein grüne Zweige nur grüne Nachkommenschaft. In den Schecken ist also vegetative Trennung von Erbanlagen eingetreten.

Die geschilderten Erscheinungen lassen sich so verstehen: mit den Kernkombinationen *velans* • ^h*Hookeri* und ^h*Hookeri* • ^h*Hookeri* vermögen die Chromatophoren des *Hookeri*-Plasma, aber nicht die des *Lamarckiana*-Plasma zu ergrünen. Kommt der männliche ^h*Hookeri*-Kern von reiner *Oe. Hookeri*, so bringt er aus dem Pollenschlauch gelegentlich — daher die hohe Variabilität — so viel *Hookeri*-Plasma ins Ei mit, daß die zur Hauptsache *Lamarckiana*-Plasma enthaltende Zygote + gesund gemacht wird. Es liegt nahe anzunehmen, daß es *Hookeri*-Chromatophoren sind, die in solchen Embryonen normal ergrünen und bei gewissen Zellteilungen zufällig von den nicht gut ergrünenden *Lamarckiana*-Plastiden getrennt werden: die Scheckung beruht auf der Entmischung der beiden Sorten von Chromatophoren.

Pollenschlauchplasma der *Oe. Lamarckiana* muß sich in *velutina*-Zygoten mit *Hookeri*-Eiplasma in dem Sinn bemerkbar machen, daß im grünen Laub blasse Flecken auftreten. Das ist tatsächlich der Fall, aber selten, wohl weil die *Hookeri*-Plastiden sich rascher vermehren. Sehr auffällig ist aber die vollkommen entsprechende Ausbildung reziproker bunter Mischlinge in einigen anderen Verbindungen, z. B. bei den Kombinationen des Chromatinkomplexes *curvus* aus der *Oe. muricata* mit den Kernen *rubens* bezw.

flavens aus *Oe. biennis* bezw. *suaveolens*: mit den Eiplasmen von *Oe. biennis* oder *suaveolens* sind die *curvans*-Verbindungen rein weiß und in einzelnen Individuen grün gescheckt, mit dem Eiplasma von *Oe. muricata* sind sie grün und regelmäßig in einer großen Zahl der Individuen hell gescheckt. Bei Selbstbestäubung der Bastardblüten, wobei also Ei- und Pollenplasma identisch sind, tritt nie Scheckung auf, wohl aber bei entsprechender Rückkreuzung mit den Eltern.

Die Prüfung mittels gewisser, als brauchbare Reagenzien erkannter diploider Kernkombinationen hat ergeben, daß die Plasmen der fünf bis jetzt studierten Arten alle spezifisch verschieden sind. Durch einen sippenfremden Kern wird das Plasma im Lauf mehrerer Generationen nicht in seiner Konstitution beeinflußt. Ob es sich bei diesen ans Plasma gebundenen Speziescharakteren nur um Unterschiede in der Konstitution der Chromatophoren handelt, oder ob auch das ungeformte Cytoplasma arteigen ist, bleibt noch zu entscheiden. Aber für die Chromatophoren kann als gesichert gelten, daß sie spezifisch konstituierte Elemente des Genotypus sind, die von einem sippenfremden Kern aus nur modifiziert, phänotypisch abgeändert werden, z. B. in dem Sinn, daß sie im Bastard die Ergrünungsfähigkeit einbüßen. Ohne Kreuzung kann jedenfalls durch Mutation im Kern derselbe Erfolg herbeigeführt werden: das ist vermutlich die Entstehungsweise vieler weißer und bunter Sippen. Und endlich können die Chromatophoren bei unveränderter Kernbeschaffenheit wohl selbständig mutativ abändern, z. B. wie bei den albomakulaten Pelargonien die Fähigkeit der Chlorophyllbildung verlieren.

Als dritter sprach

Herr E. Lehmann-Tübingen: **Über Epilobienbastarde.**

Nachdem die Gattung *Oenothera* durch die grundlegenden Untersuchungen von de Vries in den Mittelpunkt entwicklungsgeschichtlicher und vererbungswissenschaftlicher Untersuchungen gerückt war, lag es nahe, die verwandten Gattungen auf ihr Vererbungsverhalten zu studieren und mit *Oenothera* zu vergleichen. Seit 1913 mit Vererbungsstudien in der Gattung *Epilobium* beschäftigt, konnte ich

1. Reziprok verschiedene Bastarde,
2. Weitgehende Aufspaltung in der F_2 einzelner fertiler Bastarde beobachten.

Die reziprok verschiedenen Bastarde, welche zwischen *E. parviflorum* einerseits, *roseum*, *montanum* und *palustre* andererseits ausgeführt wurden, ließen immer dann, wenn *E. parviflorum* Mutter war, bestimmte Merkmale erkennen (aufrechte Sproßspitze, Apetalie oder Subapetalie, Sterilität von Pollen und Samen), ganz gleichgültig, welche von den drei anderen Arten Vater war, während, wenn diese Arten Mutter waren, stets andere Merkmale

hervortraten (übergekrümmte Sproßspitze, normale Krone, teilweise Fertilität in Pollen und Samen). Da Pollen, Samenanlagen und Samen stets gut sind, ist eine Heterogamieerklärung, wie bei den bekannten, reziprok verschiedenen Oenotherenbastarden nicht ohne weiteres gegeben. Die durch Renner vorgeschlagene Erklärung der reziproken Verschiedenheit meiner *Epilobium*-bastarde durch Plasmawirkung hat manches für sich, wenn auch Matroklinie nicht immer bei Plasmawirkung zu beobachten sein müßte. In den Kreuzungen zwischen *parviflorum* und *roseum* lassen sich patrokline Merkmale beispielsweise in den Winterrosetten demonstrieren.

Bemerkenswert ist, daß verschiedene *roseum*-Typen in den reziproken Kreuzungen mit gleichem *parviflorum* ihre Merkmale verschieden ausbilden. Auch trennen sich einzelne Merkmale hie und da während der vegetativen Entwicklung (*triste*).

Soferne die reziproke Verschiedenheit der vorliegenden *Epilobium*-Kreuzungen auf Plasmawirkung zurückgeführt werden kann, so würde dieser Fall zweifellos unter den pflanzlichen Bastarden derzeit, vielleicht abgesehen von den Digitalisbastarden, eine besondere Stellung einnehmen. Die durch Renner zur Erklärung der reziprok verschiedenen *Hookeri*-Bastarde postulierte Plasmawirkung, einer der wenigen sonst noch bekannten Fälle reziproker Verschiedenheit von Pflanzenbastarden, bezieht sich nur auf mehr oder weniger unvollständige Chlorophyllbildung, während im *Epilobium*-beispiel die allerverschiedensten Merkmale reziprok verschieden ausgebildet sind.

Die F_2 aller drei fruchtbaren Verbindungen mit *parviflorum* als Vater erwies sich ungeheuer vielförmig. Sterile Samen, mehr oder weniger früh absterbende, hinfällige Pflänzchen und die allerverschiedensten Typen nach Habitus, Blattform, Blüten und Fruchtcharakteren setzen die F_2 zusammen.

Im Vergleich mit *Oenothera* dürfte aber diese weitgehende Spaltung nichts prinzipiell Abweichendes darstellen. Die zur Kreuzung verwandten *Epilobien* gehören verschiedenen Sektionen an und stehen einander verwandtschaftlich sehr ferne; die bekannten, oft konstanten *Oenotheren* gehen aus Kreuzung von Bastardspaltprodukten sehr nahe verwandter Arten hervor, bei denen Ausfallserscheinungen die Spaltungsmannigfaltigkeit herabsetzen. Bei Kreuzung einander fernstehender *Oenotheren* kommt es ebenfalls zu erheblicher Aufspaltung.

In der anschließenden Diskussion über die drei Vorträge teilte zunächst Herr F. Lenz-München zum Thema **Speziesbastarde** einige Beobachtungen an Schmetterlingen mit:

Besonders geeignete Objekte zum Studium tierischer Speziesbastarde bieten die Schmetterlinge, weil an ihren detaillierten Zeichnungen und bunten Farben viele Charaktere deutlich verfolgt werden und zahlreiche Geschwister aufgezogen werden können. Wohl das schönste Beispiel einer typischen

F₂-Spaltung phänotypisch stark verschiedener Tierarten bildet der Bastard zwischen Wolfsmilchschwärmer (*Deilephila euphorbiae*) und Fledermausschwärmer (*D. vespertilio*). Das Studium der reziproken Bastarde stark verschiedener Schmetterlingsarten ist geeignet, Licht auf die Frage Kern und Plasma zu werfen. Wenn nur die Chromosome entscheidend wären, so würden die homogametischen F₁-Männchen als idiotypisch gleich zu erwarten sein, was entgegen verbreiteten Angaben in der Literatur nach den bisherigen Ergebnissen des Vortragenden zuzutreffen scheint. In Einzelfällen kann Verschiedenheit der reziproken Bastardmännchen durch zufällige Rassenverschiedenheit innerhalb der Ausgangsarten bedingt sein. Wenn die F₁-Männchen der reziproken Kreuzungen zwischen Weinschwärmer (*Deilephila elpenor*) und Wolfsmilchschwärmer (*D. euphorbiae*) regelmäßig verschieden sein sollten, wie es den Anschein hat, so könnte Auslese durch die ganz verschiedene Nahrung (Weidenröschen bezw. Wolfsmilch), die sich nach der Mutter zu richten pflegt, eine Rolle spielen. Vortragender hofft, die Entscheidung an größerem Material herbeiführen zu können. Reziproke F₁-Weibchen sind öfter verschieden, z. B. bei *Smerinthus ocellatus* × *planus*, öfter phänotypisch gleich, z. B. bei *Biston pomonarius* × *hirtarius*, wo die erste Art ganz rudimentäre, die zweite wohlgebildete und die beiden reziproken F₁-Weibchen halbrudimentäre Flügel haben. Die idiotypische Verschiedenheit äußert sich in diesem Falle also nicht phänotypisch.

An der weiteren Diskussion beteiligten sich die Herren Wittmack-Berlin, Poll-Berlin, Goldschmidt-Dahlem, Blochwitz-Berlin und die Vortragenden.

Der nächste Vortragende führte auf ein ganz anderes Gebiet:

Herr V. Haacker-Halle: **Vererbung und Entwicklung der musikalischen Veranlagung** (auf Grund gemeinsam mit Th. Ziehen ausgeführter Untersuchungen)¹⁾.

Ein Versuch, bei einer psychischen Begabung die statistische und genealogische Methodik auszubauen. Die musikalische Veranlagung keine einfache Begabung, sondern aus mehreren Komponenten zusammengesetzt: sensorielle und motorische Komponente, retentive Komponente (besonderer Fall: absolutes Tongedächtnis), synthetisch-rezeptive und -analytische Komponente, synthetisch-produktive, ideative und affektive Komponente: rhythmische Begabung, ihrerseits aus zahlreichen Komponenten bestehend. Fünf Stufen der Veranlagung werden angenommen: # „sehr musikalisch“ (ungewöhnlich musikalisch), + „musikalisch“ (ausgesprochen musikalisch), = „etwas musikalisch“, - „nicht musikalisch“ (Versagen der einen oder andern Fähigkeit), == „absolut unmusikalisch“.

¹⁾ Die ausführliche Arbeit wird demnächst in der Zeitschrift für Psychologie und außerdem im Frühjahr selbständig erscheinen.

Positiv- und negativ-konkordante, diskordante (patropositive und matropositive) Ehen. Unterscheidung der A-Gruppen (Ehen der Ausfüllenden) und B-Gruppen (Ehen der Verwandten): Material verschieden zuverlässig!

Einige Ergebnisse der statistischen Untersuchung: in **diskordanten** Ehen wesentlich höherer Prozentsatz von $\#$ - und $+$ -Nachkommen, als von $-$ - und $=$ -Nachkommen (spricht, wenn Mendelsche Verhältnisse anzunehmen sind, mit Wahrscheinlichkeit für Dominanz der positiven Veranlagung). In den matropositiven Ehen mehr $\#$ - und $=$ -Nachkommen als in den patropositiven ($+$ - und $-$ -Belastung mütterlicherseits scheint wirksamer als dieselbe Belastung väterlicherseits); ferner entschiedenes Überwiegen der männlichen $\#$ -Nachkommen gegenüber den weiblichen. Weibliche Individuen offenbar seltener $\#$ -veranlagt, dann aber in der Vererbung wirksamer und zwar auf das empfänglichere männliche Geschlecht (Hinweise auf geschlechtliche Bedingtheit der $\#$ -Veranlagung). Bezüglich der weiblichen $+$ -Nachkommen deutliche Wirkung der Erziehung durch positive Mütter.

In **positiv-konkordanten** Ehen viele $-$ - und $=$ -Nachkommen (größtenteils durch Minus-Veranlagung bei Großeltern oder Kollateralen, also event. mendelistisch leicht zu erklären: Fehlerquellen und andere Erklärungsmöglichkeiten).

In **negativ-konkordanten** Ehen auffällig viele $+$ - und sogar $\#$ -Nachkommen (? Rassenunterschiede bezüglich der Dominanz; vergl. Hurst 1908).

Entsprechende Ergebnisse bei Untersuchung der Aszendenz und bei der genealogischen Behandlung des Materials (dreifache Bezeichnung der Personen in der „Erbtafel“: A, B, C . . . bezeichnet die Geschwisterschaft, α , β , γ . . . die Altersfolge, ♂, ♀ das Geschlecht, also bedeutet z. B. $\alpha B \sigma$ das älteste und zwar in diesem Fall männliche Kind der Geschwisterschaft B). Auch den Erbtafeln zufolge scheint hierzulande die musikalische Veranlagung dominant gegenüber Abwesenheit zu sein: $\#$ -Begabung vermutlich geschlechtsbedingt.

Vielfach Lockerung der Komplexion. Relativ häufig: motorische $+$ - oder $\#$ - bei sensorieller $-$ - oder $=$ -Veranlagung. Eingehende Untersuchungen über Erbllichkeit der retentiven und rhythmischen Komponente (Bedeutung der Übung), sowie der kompositorischen Begabung.

Keine festen Korrelationen mit Begabung für bildende Künste, mit dichterischer, sprachlicher, mathematischer Veranlagung. Wesentlich ist aber offenbar die spezielle Richtung der beteiligten Begabungen. Relativ häufig Auftreten von absolutem Tongedächtnis bei sprachlich begabten, sehr musikalischen Personen; ebenso Verbindung ausgeprägt musikalischer Begabung mit vererbter depressiver psychopathischer Konstitution.

Häufig erstmaliges Auftreten der musikalischen $\#$ -Begabung im 5. oder 6. Lebensjahr. Auffällige Früh- und Spätfälle. Je stärker die $+$ -Belastung, um so früher tritt im allgemeinen die $+$ -Begabung auf.

Zur Diskussion sprach Herr Stievé-Halle.

Im Anschluß an die Vorträge fanden in den Räumen des Instituts für Vererbungsforschung einige Demonstrationen statt.

Herr E. Baur-Dahmsdorf führt eine Anzahl von **Mutanten von Antirrhinum** vor.

Er hebt in dem erläuternden Vortrage hervor, daß Mutationen bei *Antirrhinum* ungemein häufig vorkommen. Die große Mehrzahl der Mutanten, die meist mit der Stammsippe einfach aufmendeln und teils dominant, teils rezessiv sind, ist nur wenig von der Ausgangssippe verschieden. Weitaus die meisten würden übersehen werden (und wurden auch von dem Referenten früher übersehen), wenn man nicht ganz bestimmte Versuchsanordnungen trifft. Unsere heutigen Vorstellungen von der weitgehenden Konstanz reiner Linien sind dementsprechend wohl auch unrichtig, beruhen nur auf ungenügenden Versuchsanstellungen. — Die hier ausgestellten Mutanten sind größtenteils sehr auffällige und durchweg ausgesprochen pathologische Gebilde, die in ihrer großen Mehrzahl von kaum einem Botaniker noch für ein *Antirrhinum* angesprochen werden würden, wenn er ihre Entstehungsgeschichte nicht kenne. Die heute weit verbreitete Vorstellung, daß überhaupt die große Mehrzahl der Mutanten derartige Mißbildungen darstelle und deshalb als Auslesematerial für die natürliche Zuchtwahl nicht in Betracht kommen könne, ist aber nicht berechtigt, rührt nur daher, daß eben nur diese sehr augenfälligen Mutanten, diese ausgesprochenen Pelorien bei der gewöhnlichen Versuchsanstellung gefunden werden. Die vielen kleinen Mutanten, die wohl als Auslesematerial in der Evolution die größte Rolle spielen, werden zunächst meist übersehen.

Fräulein E. Stein-Potsdam: Demonstration von lebenden Pflanzen, Herbarmaterial und Photographien über den **Einfluß von Radiumbestrahlung auf Antirrhinum**.

Gezeigt wurden neben Normalindividuen eine Reihe von Pflanzen, die aus Samenbestrahlungen von 1918 und 1919 hervorgegangen sind. Es sind vegetativ-hartnäckige, wenn auch nicht konstante Typen. Die Veränderungen betreffen Habitus, Blattform und -farbe, Blütenform und -farbe und die Fortpflanzungsorgane, die weitgehend steril sind.

Veränderungen der Blattform durch Vegetationspunktsbestrahlungen waren in Photographien zu sehen.

Die Buchhandlung R. Friedländer und Sohn hatte eine Ausstellung der zusammenfassenden vererbungswissenschaftlichen Werke und der einschlägigen Zeitschriften veranstaltet. Die Verlagsbuchhandlung von Gebrüder Borntraeger-Berlin überreichte den Mitgliedern der neuen Gesellschaft im Einvernehmen mit den Verfassern eine soeben erschienene Schrift von

B. Dürken-Göttingen und H. Salfeld-Göttingen: „Die Phylogenese, Fragestellungen zu ihrer exakten Erforschung“, wofür ihr von dem Vorsitzenden der besondere Dank der Gesellschaft ausgesprochen wurde.

Gegen 1 Uhr schloß der Vorsitzende die erste Sitzung.

2. Sitzung.

Für die zweite Sitzung, die nachmittags kurz nach 3 Uhr eröffnet wurde, übernahm auf Vorschlag von Herrn Correns den Vorsitz Herr Fruwirth-Wien. Als erste sprach

Fräulein Rh. Erdmann-Berlin: **Art und Artbildung bei Protisten.**

Nach einem kritischen Überblick, der sich besonders mit den Arbeiten von Jennings (1916), Root (1919), Hegner (1919 u. 1920) befaßt, die alle drei das Aufspalten einer sog. reinen Linie bei vegetativer Fortpflanzung in dem Formenkreise der Rhizopoden zeigen, stellt es sich heraus, daß diese Autoren nur den vegetativen Teil des Lebenskreises der Einzellinie zur Unterlage ihrer Experimente benutzen konnten. Sei es, daß wie bei dem Jenningschen Objekt, der *Diffugia corona*, der amphimiktische Vorgang nicht bekannt, sei es, daß bei *Centropyxis aculeata*, die Root untersuchte, die Aufzucht der nach dem Sexualakt entstandenen Generationenfolgen nicht möglich war — nachdem man Schwester- und Enkeltiere zur Kopulation gebracht —, sei es, daß wie bei *Arcella dentata* der Geschlechtsgang nicht experimentell auslösbar ist, kurz alle Formen sind noch nicht so weit in ihren Lebensäußerungen beherrschbar, daß die sicher vorhandene Aufspaltung der „reinen Linie“ in dem vegetativen Abschnitt Schlüsse zuläßt, ob hier wirklich unter den Augen des Beschauers sich Linien mit kleineren oder größeren Verschiedenheiten im Vergleich zu dem Ausgangstier bilden, die dauernd, d. h. also auch nach einem endo- oder amphimiktischen Vorgang erhalten bleiben. Die Vorteile der gewählten Objekte, die alle Schalen bilden, und bei denen Schalendurchmesser, Zahl der Schalenzacken, Länge der Zacken die meßbaren und zählbaren Selektionsmerkmale bildeten, scheinen doch nur relativ, da die Bildung dieser exoplasmatischen Teile z. T. von der Art und Beschaffenheit der Nahrung abhängt. So weist Hegner 1919 nach, daß sich kurze Zacken in der Kälte bilden, daß aber die Zahl der Zacken proportional dem Durchmesser und dem Kerninhalt ist und nicht von Außenbedingungen beeinflusst ist. Sind also wie bei Hegner diese Vorbedingungen geklärt, so ist sicher bedeutsam, daß sich bei vegetativer Vermehrung die „reine Linie“ in Nebenlinien spalten kann, in denen die sich zeigenden Verschiedenheiten von Generation zu Generation — wenn auch nicht immer — vererbt werden.

Außer den Rhizopoden sind besonders an Infusorien Vererbungsstudien ausgeführt. Hier postulierte Jennings bei *Paramecium* die Konstanz der reinen Linie, da er 1908 bei vegetativer Vermehrung kein Auf-

spalten der Ursprungslinie, nachdem er diese erst aus der Population gesondert, beobachten konnte. Aber Jennings wie auch Jollos 1913, der die Jennings'schen Ergebnisse bestätigte, konnten nicht den von Woodruff und Erdmann 1914 entdeckten endomiktischen Reorganisationsprozeß in Rechnung stellen; während dieses Vorganges — wie Erdmann 1919 und 1920 gezeigt — findet das Aufspalten der Ursprungslinie statt. Dies wiederholt sich alle 60 Generationen. Bei jedem Reorganisationsvorgang werden eine Reihe von Varianten gebildet, die teils lebensfähig, teils dem Tode geweiht sind, deren neu auftretende Eigenschaften teils erblich, teils nicht erblich sind; bei gleichbleibenden Außenbedingungen erhält man eine annähernd konstante Durchschnittslänge — das ist leider das einzig brauchbare Merkmal, das statistisch erfaßt werden kann — da die dieser Umgebung angepaßten Varianten am ehesten erhalten bleiben. Doch können auch hier bisher nicht beobachtete Varianten auftreten, die aber alle anscheinend nicht die Variationsbreite der Spezies übersteigen. Aber ob sich bei nicht gerichteter Selektion die auftretenden Varianten erhalten — ich habe es nur für 150 Generationen nachweisen können —, bleibt abzuwarten. Wäre dies der Fall, so hätte eine Verschiebung des Genotypus stattgefunden. Nach der Konjugation, dem amphimiktischen Vorgang, hat Jennings 1911—13 die Aufspaltung der Exkonjuganten in Linien mit Charakteren, die sich von denen der Ausgangstiere unterschieden, festgestellt. Bei diesem wohl am längsten untersuchten Objekt findet also die Aufspaltung nach einem Sexualakt oder dessen Ersatz, der Endomixis, statt. Um so mehr erstaunt es, daß Middleton 1916 aus einer „reinen Linie“ von *Stylonychia pustulata* Linien, die sich schneller und die sich langsamer teilten, aussondern konnte, ohne daß eine Abhängigkeit von einem Geschlechtsakt, sei es Konjugation, sei es eine Endomixis wie bei Paramaecien, sei es ein ähnlicher Vorgang, der sich in der Zyste abspielt, wie ihn Calkins 1919 für *Uroleptus* beobachtet, erwiesen ist.

Nach neueren unveröffentlichten Untersuchungen von Stolp hat Middleton nicht die Veränderung der Vitalität des ganzen Lebenskreises in Einzellinien von *Stylonychia pustulata* von Encystierung zu Encystierung beachtet. Hier kann darauf nicht eingegangen werden. Vorläufig müssen noch viele Untersuchungen einsetzen und nachweisen, ob die auftretenden Verschiedenheiten dauernd erhalten bleiben, oder ob wir bei Protozoen immer neue Aufspaltungen nach jedem Reorganisationsvorgang und nur nach einem solchen haben.

Eine einheitliche Deutung der berichteten Vorgänge ist vorläufig weder möglich noch jetzt wünschenswert. Die Auffassungen wechseln je nach dem theoretischen Standpunkt des Autors (Jollos 1916 und 1920, Erdmann 1919 und 1920).

Zur Diskussion sprachen die Herren Hartmann-Dahlem und Jollos-Dahlem sowie die Vortragende.

Herr Hans Winkler-Hamburg: Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie.

Die in dem Vortrag gemachten Mitteilungen bezogen sich auf die vom Vortragenden experimentell erzeugten *Solanum nigrum*-Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen (vgl. Hans Winkler, Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschrift für Botanik. Bd. 8, 1916, S. 417—531). Soweit diese tetraploid sind, stehen sie zu den diploiden Mutterpflanzen in genau demselben Verhältnis wie *Oenothera gigas* zu *Oen. Lamarckiana*, und sie behalten ihre Abweichungen auch bei Vermehrung durch Samen in den folgenden Generationen vollkommen bei. Es treten aber, und darüber wurde unter Vorlage gepreßter Belegstücke im ersten Teile des Vortrages berichtet, an fast allen Stöcken gelegentlich Abweichungen auf, die sich von der typischen tetraploiden Ausprägung z. T. außerordentlich stark unterscheiden, und die bei vegetativer Vermehrung ihre spezifische Gestaltungsart durchaus beibehalten. Sie können bei fast allen Organen der Pflanze und bei fast allen ihren Eigenschaften auftreten und z. B. zu ganz langen und schmalen weidenähnlichen Blättern oder zu vollkommen choripetalen Blüten führen. Die Chromosomenzahlen dieser abweichenden Formen sind noch nicht genau untersucht, die meisten dürften mehr oder weniger genau tetraploid sein, doch steht von einer schmalblättrigen hellgrünen Form fest, daß sie diploid ist, also auf eine im vegetativen Gewebe erfolgte Halbierung der Chromosomenzahl zurückgehen muß. Alle bisher aufgetretenen Abweichungen waren steril, so daß der strenge Nachweis noch zu erbringen ist, daß es sich um genotypische Änderungen handelt, was aus verschiedenen Gründen sehr wahrscheinlich ist. Das Wesentliche dabei ist, daß alle diese Eigenschaftsänderungen an tetraploiden Formen auftreten, die experimentell aus Individuen einer reinen Linie erzogen wurden. Diese ihrerseits ist im diploiden Zustande im höchsten Maße konstant. Fremdes von außen ist nicht hinzugekommen. Die Möglichkeit zu solchen Änderungen muß also schlummernd in der Pflanze darinliegen und wird in ihr durch das Versetztwerden in den tetraploiden Zustand geweckt, sei es nun durch Verschiebung innerhalb des Genoms (vgl. über diesen Begriff: Hans Winkler, Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche. Jena 1920. S. 165 ff.), oder durch Elimination ganzer Chromosomen und deren Ersatz durch Verdoppelung anderer, oder durch ähnliche Vorgänge.

Im zweiten Teile des Vortrages wurde über das Verhalten der Nachkommen triploider *Solanum nigrum*-Pflanzen berichtet, die der Vortragende durch Bestäubung der tetraploiden Pflanzen mit dem Pollen der diploiden Stammform hergestellt hatte, und die von Fräulein Dr. Stoppel cytologisch und morphologisch bis zur F_6 untersucht wurden. Es ergab sich eine intermediäre F_1 und Aufspaltung in F_2 zu bunter Mannigfaltigkeit verschiedener

morphologischer Typen, die in den folgenden Generationen (bei ausschließlicher Selbstbestäubung) immer einheitlicher wurden und schließlich zu einigermaßen konstanten Stämmen führten. Cytologisch stellte es sich heraus, daß die ursprünglich genau triploide Chromosomenzahl in den folgenden Generationen nach und nach zurückging, bis der diploide Zustand wieder erreicht war, der dann natürlich beibehalten wurde. Das ging bei verschiedenen Stämmen verschieden rasch. Auf diese Weise entstehen also wieder diploide Linien, deren Fertilitätsgrad übrigens sehr verschieden ist. Wichtig ist dabei nun wieder, daß die neuen diploiden Linien keineswegs identisch sind mit der ursprünglichen diploiden reinen Linie, aus der die tetraploiden Formen hergestellt worden waren, und die auch den diploiden Elter der triploiden F_1 gestellt hatte. Es muß also angenommen werden, daß innerhalb der reinen in sich so außerordentlich ausgeglichenen diploiden Linie durch das Versetztwerden in den triploiden Zustand die Vorbedingungen zum Auftreten von genotypischen Verschiedenheiten geschaffen wurden, deren Wesen durch cytologische und vererbungstheoretische Analyse weiter zu ergründen sein wird.

Zum Schlusse wurde ganz kurz auf die Bedeutung der mitgeteilten Ergebnisse für die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit in der freien Natur hingewiesen. Wir wissen zwar, daß durch Linienkreuzungen innerhalb der Arten Mannigfaltigkeit erzeugt werden kann. Aber das setzt immer schon das Vorhandensein verschiedener Linien voraus. Das Verhalten der tetra- und triploiden *Solanum*-Pflanzen scheint nun einen Weg anzudeuten, durch den auch innerhalb einer reinen Linie Verschiedenheiten entstehen können, die zur Neubildung von reinen Linien führen. Denn es brauchen nur gelegentlich diploide Keimzellen aufzutreten, um die Bildung tetraploider oder triploider Formen zu ermöglichen. Sind solche einmal da, dann sind auch die Vorbedingungen für die Entstehung neuer Linien von tetraploider, aber auch von diploider Ausprägung gegeben. Und da bei vielen Arten schon das spontane Auftreten diploider Keimzellen beobachtet worden ist, so mag es sein, daß in der stammesgeschichtlichen Entwicklung solche, den Genotypus in seinen Grundfesten erschütternde Vorgänge zur Bildung zahlreicher verschiedener Linien geführt haben, von denen durch die jätende Wirkung der Selektion sich die bestehenden, besonders gut ausgeglichenen Formen erhalten haben.

An der Diskussion beteiligten sich die Herren Baur-Dahmsdorf, Stieve-Halle, Nachtsheim-Berlin, Stomps-Amsterdam und der Vortragende.

Herr F. Laibach-Frankfurt a. M.: Über Heterostylie bei *Linum*.

Nach älteren Untersuchungen von Correns und neueren von Tischler kann es als feststehend gelten, daß die Lösung des Legitimitätsproblems nicht in der morphologischen Anpassung des Pollens der einen Form an die

Griffel und Narben der anderen Form zu finden ist, sondern daß stoffliche Unterschiede etwa im Leitgewebe der verschiedenerelei Griffel angenommen werden müssen. Jost glaubt mit Konzentrationsunterschieden ein und desselben Stoffes auskommen zu können, der in den Langgriffeln einer distylen Pflanze etwa in der Konzentration 1, in den Kurzgriffeln in der Konzentration 2 vorhanden sein könnte. Wenn man berücksichtigt, daß nach den Untersuchungen von Bateson und Gregory bei *Primula* die Langgriffel rezessive Homozygoten (aa), die legitim entstandenen Kurzgriffel dagegen Heterozygoten (Aa) sind, so könnte also der Faktor A die Fähigkeit haben, den hypothetischen Stoff statt in der Konzentration 1, wie ihn die Langgriffel besitzen, bei den Kurzgriffeln in der Konzentration 2 zu erzeugen. Es fragt sich, ob diese einfache Erklärung den Tatsachen gerecht wird. Sollten sich die Angaben von Hildebrand und H. Müller, die bei Selbstbestäubung einen schlechteren Fruchtsatz erzielt haben wollen als bei illegitimer Fremdbestäubung (*Primula*, *Hottonia*), bewahrheiten, so läge das Problem wesentlich komplizierter. Von diesen Überlegungen ausgehend hat der Vortragende seit 1917 Untersuchungen mit den beiden Leinarten *Linum austriacum* und *L. perenne* angestellt.

Künstliche legitime Bestäubung ergibt bei *L. austriacum* vollkommenen Fruchtsatz, im Freien setzen dagegen, wie Blaringhem schon richtig beobachtet hat, die Kurzgriffel gewöhnlich besser an als die Langgriffel. Bei illegitimer Selbst- und Fremdbestäubung liefern (im Gegensatz zu Befunden Darwins und Hildebrands) sowohl die lang- und kurzgrifflige Form von *L. austriacum* als die langgrifflige von *L. perenne* einen gewissen Prozentsatz Kapseln mit zum Teil guten Samen, während die kurzgrifflige von *L. perenne* dann vollkommen oder fast vollkommen steril zu sein scheint. Bei beiden untersuchten Leinarten ist die Fertilität der Langgriffel bei Selbstbestäubung größer als die der Kurzgriffel, eine Eigentümlichkeit, in der sie sich wohl den meisten distylen Pflanzen anschließen mögen. Letztere Auffassung teilt G. v. Uebisch nicht, da sie durch illegitime Bestäubung von Kurzgriffeln die Abweichungen von dem mechanischen Verhältnis der Lang- und Kurzgriffel zugunsten der letzteren, die fast überall in der Natur vorhanden sein sollen, erklären will. In Wirklichkeit sind aber auch Abweichungen in der anderen Richtung konstatiert (Correns), und wenn wirklich bei unseren Leinarten illegitime Bestäubung bei dem Zustandekommen des Überschusses einer Form eine Rolle spielen soll, so müßte solche der Langgriffel eine Verschiebung nach der Seite der letzteren bewirken. Daß dieser Faktor für das Überwiegen der einen Form in Betracht kommen kann, beweist die Tatsache, daß isolierte Langgriffel bei Insektenbestäubung Fruchtsatz liefern, während illegitime Fruchtbildung bei Kurzgriffeln spontan kaum vorkommt.

Wenn im allgemeinen bei den beiden Leinarten die Langgriffel selbstfertiler sind als die Kurzgriffel, so zeigt sich andererseits, daß innerhalb der-

selben Form verschieden stark selbstfertile Sippen vorkommen. Das konnte zunächst für die langgriffelige Form von *L. austriacum* nachgewiesen werden. Eine aufs Geratewohl herausgegriffene legitim entstandene langgriffelige Pflanze wird daher häufig einen Bastard zwischen zwei verschieden selbstfertilen Sippen darstellen, so daß durch fortgesetzte Inzucht voraussichtlich stärker (bezw. auch schwächer) selbstfertile Homozygoten abgespalten werden können. Einige Beobachtungen scheinen diese Annahme zu bestätigen. Ob es möglich ist, durch geeignete Kombination stark selbstfertiler Langgriffel mit schwach selbstfertilen Kurzgriffeln auch letztere stärker selbstfertil zu machen, bedarf der weiteren Untersuchung.

Daß die Selbstbestäubung allgemein einen besseren Fruchtansatz liefert als illegitime Fremdbestäubung, konnte für die Langgriffel von *L. austriacum* nicht bestätigt werden. Es hängt der Fruchtansatz außer von der als Weibchen dienenden Pflanze stark von den Pollenlieferanten ab. So kann es vorkommen, daß die Fertilität bei Selbstbestäubung stärker ist als bei illegitimer Fremdbestäubung.

Daraus geht hervor, daß das Legitimitäts- bzw. Illegitimitätsproblem vie größere Komplikationen birgt, als bisher wohl allgemein angenommen wurde.

Daß auch bei *L. austriacum* und *L. perenne* die Langgriffel rezessive Homozygoten, die Kurzgriffel gewöhnlich Heterozygoten sind, wurde für erstere Pflanze sichergestellt, für letztere sehr wahrscheinlich gemacht.

Sekundäre Heterostyliemerkmalen wurden nicht beobachtet. Die Angaben Blaringhems, nach dem die Blütentrauben der Langgriffel von *L. austriacum* lockerer sein sollen als die der Kurzgriffel, konnten nicht bestätigt werden.

Diskussion: die Herren Correns-Dahlem, Baur-Dahmsdorf, Lehmann-Tübingen, Fräulein Tammes-Groningen und der Vortragende.

Herr E. Toenniessen-Erlangen: Über die Entstehung erblicher Eigenschaften durch cytoplasmatische Induktion.

Für die Entstehung von Mutationen gibt es folgende Möglichkeiten:

1. Die spontane, endogene Veränderung eines Erbfaktors. Der Effekt hiervon ist ein richtungsloser, meist sogar pathologischer, weshalb die spontanen Mutationen für die Artbildung nicht in Betracht kommen.
2. Die direkte Beeinflussung des Keimplasmas durch exogene Reize. Dabei entstehen wohl nur Verlustmutationen oder Valenzwechsel von Faktoren, aber keine neuen Faktoren (Temperaturexperimente an Käfern und Schmetterlingen).
3. Das Soma wird durch einen äußeren Reiz verändert und überträgt diese Veränderung auf das generative Keimplasma. Dieser Vorgang wurde zur Erklärung der deutlichen Beziehungen, welche die Artmerkmale der jetzigen Lebewesen zu den äußeren Reizen zeigen, herangezogen und somatische Induktion genannt. Durch „blastoide Metamorphose“ (W. Roux)

sollte hierbei ein äußerer Reiz auf dem Wege über das Soma im generativen Keimplasma in einen inneren Reiz (Erbfaktor) umgewandelt werden. Experimentell ließ sich dies bisher nicht beweisen und man glaubte deshalb, daß eine Übertragung vom Soma erworbener Eigenschaften auf das generative Keimplasma unmöglich sei. — Verf. sucht das Problem dieser Reizumwandlung nicht im generativen, sondern im somatischen Keimplasma. Die Somazellen bestehen bekanntlich aus Cytoplasma und „somatischem“ Keimplasma. Letzteres wird durch eine Abänderung des Cytoplasmas, welche die Variationsbreite der Art überschreitet, auf dem Wege über das Cytoplasma, d. h. durch cytoplasmatische Induktion abgeändert, was bei den innigen Beziehungen zwischen Keimplasma und Cytoplasma verständlich erscheint, und erst vom somatischen Keimplasma aus wird das generative beeinflusst. Die cytoplasmatische Induktion ließ sich folgendermaßen beweisen. Bei einem Bakterium (*B. pneumoniae*) ließen sich bestimmte Eigenschaften (Kapselbildung und Virulenz) durch Einwirkung der Stoffwechselprodukte (= Variationsreiz) zum Verschwinden bringen und durch Tierpassagen (= Konträrreiz) wieder herstellen. (Über die biologische Bewertung derartiger Versuche an einzelligen Lebewesen vgl. das Original in dieser Zeitschrift.) Der Variationsreiz ließ sich beliebig abstufen, so daß die Variationen entweder nur in einer nichterblichen Modifikation, in einer beschränkt erblichen „Alternation“ oder in einer fast absolut erblichen Mutation, d. h. dem Verlust von Erbfaktoren bestanden. Der Konträrreiz war in letzterem Falle selbst bei lang andauernder Einwirkung (20 Tierpassagen) wirkungslos. Setzte man aber bei der extremen Mutante (3 Mutanten verschiedenen Grades in kontinuierlicher Reihe wurden erhalten) die Tierpassagen noch weiter fort, so wurde nach 80 Mauspassagen ein deutlicher Wiedergewinn von Kapsel und Virulenz erzielt. Dieser Wiedergewinn war aber nur zu einem gewissen Teil erblich = genotypisch, zum größeren Teil nichterblich = cytoplasmatisch, und zwar zeigte es sich, daß in jedem Stadium der progressiven Mutation die cytoplasmatische Neubildung der zu Verlust gegangenen Eigenschaft der genotypischen Neubildung vorausging, was durch Vererbungsversuche (bei Wegfall des Konträrreizes) leicht nachzuweisen war. Die progressive Mutation ging also auf dem Wege der cytoplasmatischen Induktion vor sich. Sie vollzog sich aber so langsam und allmählich, daß zwischen den einzelnen Generationen kein Unterschied zu bemerken war; im Gegensatz hierzu führten die nichterblichen Variationen zu sehr erheblichen, z. T. sogar sprunghaft in Erscheinung tretenden Abänderungen innerhalb weniger Generationen. Daraus folgt, daß die vom Cytoplasma innerhalb einer einzigen oder weniger Generationen erworbenen und deutlich bemerkbaren Abänderungen nicht auf das Keimplasma übergehen, während die Entstehung eines neuen Erbfaktors durch cytoplasmatische Induktion eine große Reihe von Generationen benötigt und in unmerklichen Unterschieden zwischen den einzelnen Generationen sich vollzieht. Die Erfolg-

losigkeit der bisherigen Versuche, an Metazoen eine schematische Induktion nachzuweisen, ist hiermit erklärt und die Annahme berechtigt, daß die Phylogenese auf dem Wege der cytoplasmatischen Induktion vor sich geht, auch wenn dieser Prozeß an Metazoen nicht experimentell zu beobachten ist.

Schluß der Sitzung um 6³⁰ Uhr.

Während der erste Tag hauptsächlich der Botanik gewidmet war, kamen am zweiten Tage die Zoologen zu Wort. Die Sitzungen des zweiten Tages fanden im Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Dahlem statt.

3. Sitzung.

Gegen $\frac{1}{2}$ 10 Uhr wurde die Mittagsitzung eröffnet, deren Vorsitz Herr Haecker-Halle übernahm. Er erteilte zunächst Herrn Nachtsheim das Wort zu seinem Referat.

Herr H. Nachtsheim-Berlin: Kern und Plasma in ihrer Bedeutung für die Vererbung.

Der Referent gab zunächst einen Überblick über den gegenwärtigen Stand der *Drosophila*-Forschung und die Crossing-over-Theorie. Die Chromosomentheorie in ihrer allgemeinen Form ist heute in der Vererbungswissenschaft zum Allgemeingut geworden. Die Morgansche Crossing-over-Theorie stellt eine beträchtliche Erweiterung und Vertiefung der Chromosomentheorie dar, und wenn die an *Drosophila* gewonnenen Ergebnisse über den Faktorenaustausch durch das Studium anderer Objekte eine Bestätigung finden, so bedeuten diese Untersuchungen den seit Mendel tiefgehendsten Einblick in den Mechanismus der Vererbung. Gerade die weitreichende Bedeutung, die von Morgan für seine Theorie in Anspruch genommen wird, zwingt uns aber, an die Ergebnisse der *Drosophila*-Forschung schärfste Kritik anzulegen. Schon die experimentellen Untersuchungen der neuesten Zeit zeigen, daß der Austausch durchaus nicht in der einfachen Form vor sich geht, wie Morgan ursprünglich angenommen hatte. Eine ganze Reihe von Faktoren, teils äußere (Milieueinwirkungen), teils innere (genetische Faktoren), beeinflussen den Austausch in

Im zweiten Teil des Referates wurde die Chromosomentheorie der Vererbung in der von Morgan vertretenen Form vom Standpunkte des Zytologen aus kritisch betrachtet. Bleibt die Individualität der Chromosomen im Laufe der Zellgenerationen erhalten — und daß dies in der Regel wenigstens der Fall ist, dafür hat die Zytologie genügende Beweise erbracht —, so ist das Übereinstimmen von haploider Chromosomenzahl und von Koppelungsgruppenzahl ein notwendiges Postulat, zum mindesten für Formen mit wenigen Chromosomen. Den Anfang eines Beweises hierzu liefert wieder das *Drosophila*-Studium. Andere *Drosophila*-Spezies haben andere Chromosomenzahlen als die meist benutzte Art *D. melanogaster*. So hat *D. virilis* haploid 6 Chromosomen; bisher sind 5 Koppelungsgruppen bekannt, also bereits eine mehr als bei *melanogaster*. Bei Formen mit hoher Chromosomenzahl sind vielleicht weniger Koppelungsgruppen als haploid Chromosomen vorhanden; es könnte derselbe Chromosomensatz mehr als zweifach vertreten sein. Das Vorkommen von Mutationen könnte allerdings die ursprünglich gleichwertigen Elemente bald zu verschiedenwertigen machen.

Die experimentellen Untersuchungen tun dar, daß der Austausch in der Periode erfolgt, die der Reifung der Geschlechtszellen unmittelbar vorausgeht. Dies ist die Periode — die der synaptischen Phänomene —, welche auch zytologisch für einen Austausch am günstigsten erscheint. Und daß die in dieser Periode sich abspielenden Prozesse von der allergrößten Bedeutung sind, dafür spricht schon ihr gleichmäßiges Vorkommen bei allen Organismen mit wenigen Ausnahmen, und in diesen Fällen findet das Fehlen jener Prozesse in den besonderen Verhältnissen der betreffenden Organismen (z. B. haploide Hymenopterenmännchen) seine Erklärung. Wie aber die Prozesse im einzelnen ablaufen, darüber gehen die Ansichten noch weit auseinander, und speziell hinsichtlich der für die Crossing-over-Theorie wichtigsten Frage — parallele oder endweise Chromosomenkonjugation? — sind wir von einer endgültigen Beantwortung noch weit entfernt. Gleichwohl kann gesagt werden, daß vieles zugunsten einer Parallelkonjugation spricht, und gerade bei den Dipteren ist dieser Konjugationsmodus schon durch die parallele Anordnung der Chromosomen auch in den somatischen Zellen sehr wahrscheinlich. Auf welchem Stadium der Austausch dann vor sich geht, ob auf dem Strepsitänstadium, wie Janssens meint

achtete die Bildung eines Sammelchromosoms in dem einen Geschlecht, während es in dem anderen Geschlecht in seine Teilstücke aufgespalten bleibt. Referent macht in diesem Zusammenhang auf das häufige Vorkommen von „Sammelchromosomen“ in den Geschlechtszellen bei den verschiedensten Tiergruppen aufmerksam (z. B. Zerfall von 16 Chromosomen in 32 und 64 bei der Honigbiene in den somatischen Zellen und nachherige Neubildung von Sammelchromosomen in den Geschlechtszellen) und weist auf die hohe Bedeutung, die dieser Erscheinung vielleicht für den Austausch zukommt, hin.

Im Schlußteil des Referates wurde noch kurz die Bedeutung des Plasmas für die Vererbung behandelt. Inwieweit man dem Plasma eine Rolle bei der Vererbung zusprechen will, hängt davon ab, wie man den Vererbungsbegriff definiert. Die von Johannsen gegebene Definition Erblichkeit bedeutet Anwesenheit gleicher Gene bei Nachkommen und Verfahren — scheint dem Referenten die exakteste Definition zu sein. Bei Annahme dieser Definition ist aber alles, was bisher als „Vererbung durch das Zytoplasma“, als „plasmogene Vererbung“ usw. bezeichnet worden ist, falsche Erblichkeit. Wir kennen bisher keine im Plasma lokalisierten Erbfaktoren, wir kennen nur einen Typ echter Vererbung, die Mendelsche Vererbung. Das Plasma ist für die Chromosomen das Baumaterial, und wie für den Architekten die Zusammensetzung des Baumaterials bis in alle Einzelheiten von größter Wichtigkeit ist, wenn er die Pläne so zur Ausführung bringen will, wie er sie entworfen hat, so ist auch für die Chromosomen die Zusammensetzung des Plasmas von der größten Bedeutung.

Da das Thema des folgenden Vortrags sich unmittelbar an das des Referenten anschloß, wurde vor Eintritt in die Diskussion noch Herrn Seiler das Wort erteilt.

Herr J. Seiler-Schlederlohe: **Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen: ein Beitrag zur Faktorenaustausch- (Crossing-over-) Theorie.**

Die zytologischen Befunde an *Lymantria monacha* dürften wichtig sein im Hinblick auf die Ergebnisse der Crossing-over Studien an *Drosophila*. Hier zeigte es sich, daß die Faktoren, die in einem Chromosom liegen, im männlichen Geschlecht ausnahmslos

L. monacha hat in der ersten und zweiten Spermatozytenteilung 24 Chromosomen, darunter ein großes Sammelchromosom, das aus vier Teilstücken zusammengesetzt ist. In den Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung im Ei ist dieses Sammelchromosom aufgesplittert in seine vier Elemente, wir haben deshalb 31 Chromosomen. Wie sicher bewiesen werden kann, ist die erste Reifeteilung die Reduktionsteilung. Dieselben vier Elemente, die in der Reduktionsteilung im Hoden gekoppelt übertragen werden, werden im Ei entweder nach den Gesetzen des Zufalls in die Reduktionsspindel einzeln einzustellen und aufspalten, oder aber es spielen beim Einstellen in die Spindel noch andere Faktoren mit eine Rolle. Wir sehen nämlich, daß die Elemente des Sammelchromosoms in den Tochterplatten der ersten Reifeteilung im Ei meist in unmittelbarer Nachbarschaft sich befinden. Es muß also zwischen ihnen eine Anziehungskraft bestehen, die derart wirken könnte, daß Teilstücke, die vom selben Elter stammen, häufiger auf die gleiche Spindel-seite zu liegen kommen, als die Zufallsgesetze es zulassen. Damit hätten wir ein Aufspalten nicht nach den Mendelgesetzen, sondern nach Zahlenverhältnissen, die abhängig wären vom Maße der Anziehungskraft zwischen den Teilstücken des Sammelchromosoms. In den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung bildet sich dann auch im Ei das Sammelchromosom.

Gleich oder ähnlich dem Verhalten der vier Elemente des Sammelchromosoms von *monacha* könnten sich nun die Chromosomen von *Drosophila* verhalten und das Austauschphänomen seine Klärung finden in einer vorhergehenden Chromosomenaufsplitterung. Es wird überflüssig sein, auch für andere Objekte über den Austauschvorgang Reflexionen anzustellen, denn es wird eine Sache der reinen Erfahrung bleiben, wie anderwärts die Chromosomen sich dabei verhalten, wann namentlich die Aufsplitterung sich vollzieht, wie lange sie erhalten bleibt, wie klein im äußersten Fall diese Teilstücke sein können, wie viel sich bilden können usw. usw.

In der ausgedehnten Diskussion, die sich an das Referat und diesen Vortrag anschloß, kamen vor allem zwei Fragen zur Besprechung: der Wert der *Drosophila*-Untersuchungen und der Crossing-over-Theorie und die Bedeutung des Plasmas für die Vererbung. Gegenüber Angriffen auf die Ergebnisse der Morgan-Schule wurde die weitreichende Bedeutung dieser

der Eigenschaften eines Organismus, die durch die Wirksamkeit bestimmter Erbfaktoren zu gegebener Zeit im Laufe der Entwicklung sich entfalten, und solchen Eigenschaften, die dem zum Aufbau verwandten Material eigen sind und solange von Generation zu Generation fortbestehen, wie dieses Material von Generation zu Generation übertragen wird.

An der Diskussion beteiligten sich die Herren Stieve-Halle, Renner-Jena, Baur-Dahmsdorf, Tönniesen-Erlangen, Hartmann-Dahlem, Winkler-Hamburg, Belar-Dahlem, Levy-Berlin, Stomps-Amsterdam, Lenz-München sowie der Referent.

Schluß der Sitzung gegen 1 Uhr.

4. Sitzung.

Nach dem gemeinsamen Mittagessen im „Alten Krug“ in Dahlem wurden die Verhandlungen nachmittags kurz nach 3 Uhr wieder aufgenommen. Der Vorsitz in der Nachmittagssitzung führte Herr zur Strassen-Frankfurt a. M. Als erster sprach

Herr E. Witschi-Basel: **Chromosomen und Geschlecht bei *Rana temporaria*.**

Die alten Untersuchungen von Pflüger und Born haben ergeben, daß bei den Fröschen Lokalrassen existieren, die sich im Zeitpunkt der geschlechtlichen Differenzierung unterscheiden. Eigene Untersuchungen (1914) zeigen, daß die Grasfrösche aus Münchens Umgebung zu den spätdifferenzierenden Rassen gehören, alpine Formen dagegen zu den fröhendifferenzierenden. Bei optimalen Temperaturen (ca. 15—21°) lieferte die alpine Rasse bis zur Metamorphose 246 ♂ : 244 ♀; die Münchner Rasse 241 ♂ : 0 ♀ (Sterblichkeit 15—17%).

Das erste Resultat erklärt sich eindeutig auf Grund der Annahme eines Homozygotie-Heterozygotie-Mechanismus der Geschlechtsvererbung. Das zweite läßt zwei Interpretationen zu. Entw

Übergewicht geben, bewirken dagegen eine Verstärkung des weiblichen Geschlechts. Nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen geht der Differenzierung männlicher Keimzellen stets die Bildung eines spezifischen nutritorischen Organs voraus. Trophische Faktoren scheinen demnach die Geschlechtsdifferenzierung zu beherrschen.

Da somit die Möglichkeit einer Geschlechtsbestimmung unabhängig vom Reduktionsmechanismus bewiesen ist, erscheint es zum wenigsten nicht unwahrscheinlich, daß die undifferenzierten Lokalrassen annähernd oder vollkommen isogene homozygotische Nachkommenschaften liefern.

Die Bedeutung der Lokalrassen der Frösche für das Problem der Geschlechtsvererbung beruht nun darin, daß sie Übergangsformen zwischen zwei grundsätzlich verschiedenen Typen darstellen. Der erste Typus (dem viele zwittrige Pflanzen und Tiere angehören, aber auch Gonochoristen wie *Bonellia*) charakterisiert sich dadurch, daß alle Individuen und alle diploiden Keimzellen in bezug auf die Geschlechtsfaktoren homozygot sind. In der älteren Goldschmidtschen Schreibweise dargestellt:

$$\sigma = FFMM$$

$$\varphi = FFMM$$

Die Geschlechtsbestimmung erfolgt hier metagam. Der zweite Typus (*Drosophila*, *Bryonia dioica* usw.) ist nur im weiblichen Geschlecht homozygot, im männlichen dagegen heterozygot in bezug auf F; also:

$$\sigma = FfMM$$

$$\varphi = FFMM.$$

In den Fröschen liegt ein Fall von multiplem Allelomorphismus oder von quantitativer Variation in dem Sinne vor, daß der eine F-Faktor im Männchen fortschreitend schwächer wird, bis zu seinem nahezu vollständigen Schwinden. Die andern F der entsprechenden Rassen erhalten eine parallelgehende geringe Verstärkung.

Diese Voraussetzungen wurden erprobt im Bastardierungsexperiment und durch zytologische Untersuchungen.

Zur Bastardanalyse dienten die alten Serienversuche von Rich. Hertwig. Sie ergeben folgende Resultate: 1. Die Lokalrassen sind in der Tat sowohl in bezug auf Männchen als auch auf Weibchen charakteristisch (quantitativ) verschieden. 2. Ein Weibchen, das mit einem ersten Männchen (undiff.) eine uniforme Nachkommenschaft liefert, kann mit einem zweiten Männchen (diff.) ein Verhältnis von 50 ♂ : 50 ♀ ergeben. Dieses zweite Männchen ist somit heterogamet resp. heterozygot. 3. Die Unterschiede der Lokalrassen hinsichtlich der Weibchen zeigen sich am deutlichsten darin, daß mit Männchen mittlerer Klassen die starken Weibchen 50 % ♂ und 50 % ♀ liefern, schwache dagegen 50 % ♂ und 50 % Pflügersche Hermaphroditen.

Die zytologischen Untersuchungen beziehen sich bisher nur auf Basler Lokalrassen. Da sie dem undifferenzierten Typus angehören, darf ein unpaares Chromosom nicht vorkommen, wenn die bisherigen Ausführungen mit

der Chromosomenlehre sich vertragen sollen. Bei der Eireifung werden 2×13 Chromosomen gefunden, die ziemlich gut individualisiert sind und in zwei Gruppen von 5 großen und 8 kleinen geteilt werden können. Die männliche Chromosomenzahl ist ebenfalls 2×13 , und es zeigen sich entsprechende Größenunterschiede. In der ersten Reifeteilung weichen die Paarlinge des Chromosoms 10. Größe bereits weit auseinander, wenn die andern noch dicht beisammen liegen. Am Ende der Pseudoreduktion können 14 Elemente, davon 12 bivalente und 2 univalente gezählt werden. Es ist wahrscheinlich, daß das 10. Chromosom das Geschlechtschromosom ist; doch läßt sich morphologisch keine Heterogametrie nachweisen. (Demonstration zytologischer und entwicklungsgeschichtlicher Präparate.)

Zur Diskussion sprachen die Herren G. Hertwig-Frankfurt a. M., Gutherz-Berlin, Levy-Berlin, Haecker-Halle und der Vortragende.

Fräulein P. Hertwig-Berlin: Bastardierung und Entwicklung von Amphibieneiern ohne mütterliches Kernmaterial.

Amphibieneier kann man künstlich entkernen, indem man sie vor der Befruchtung mit radioaktiven Substanzen bestrahlt und dadurch das mütterliche Chromatin vermehrungsunfähig macht. Die entkernten Eier lassen sich wie normale kernhaltige Eier mit arteigenem oder artfremdem Sperma besamen und entwickeln sich haploid-arrhenokaryotisch. Das Plasma wird, wenn überhaupt, so jedenfalls nicht entwicklungsschädigend verändert. Haploide Amphibienlarven sind nicht lebensfähig, gleichgültig, ob sie arrhenoo- oder thelykaryotisch sind. Sie erreichen meist nur das Alter von 2 Wochen.

Die Resultate der Versuche gebe ich kurz in Tabellenform wieder.

I. Gruppe. Bastardierung entkernter Frosch- und Kröteneier.

Kreuzung	Entwicklung der Bastarde	Entwicklung der entkernten norm. befr. Eier	Entwicklung der entkernten bastard. Eier
<i>Rana arv.</i> ♀ × <i>R. temp.</i> ♂	Bis über die Metamorphose hinaus lebensfähig	Larven, die alle Organe mehr oder weniger normal besitzen. Alter: 11 Tage	
<i>Bufo com.</i> ♀ × <i>B. vir.</i> ♂	Bis über die Metamorphose hinaus lebensfähig		Ausbild. einer sichelförmig. Gastrulationsrinne. Stillstand der
<i>Bufo vir.</i> ♀ × <i>B. com.</i> ♂	Erkrankung bei der Gastrulation. Alter: 12 Tage	Larven, die ca. 14 Tage alt werden	Entwicklung und Absterben am 2.—3. Tag.
<i>Bufo com.</i> ♀ × <i>B. calam.</i> ♂	Gastrulation meist pathologisch. Alter: 19 Tage		

Die Entkernungsversuche mit Eiern von *Rana arvalis* und *Bufo* zeigen eine weitgehende Übereinstimmung mit Boveris Merogonieversuchen bei der Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂.

Sowohl bei den Seeigeln wie bei den Fröschen und Kröten vermag der Kern in dem Plasma einer andern Species die Entwicklung nicht über die Gastrulation hinaus zu bringen.

II. Gruppe. *Bastardierung entkernter *Triton*-Eier.

Kreuzung	Entwicklung der Bastarde	Entwicklung d. entkernten, norm. befruchteten Eier	Entwicklung d. entkernten, bastardierte Eier
<i>Triton taen.</i> ♀ × <i>cris.</i> ♂	Lebensfähige Bastarde	Im günstigsten Fall Larven, die bis zum Verbrauch des Dotters leben. Alter ca. 22—27 Tage	Kleine Embryonen mit Kopf und Schwanz. Selten Pigmentbildung und Herzpulsation. Alter höchstens 18 Tage
<i>Triton taen.</i> ♀ · <i>palm.</i> ♂			Entwickeln sich besser wie oben. Deutliche Herzpulsation, viel Pigment. Alter 18 Tage

Die Versuche mit *Triton*-Eiern finden eine willkommene Bestätigung und Ergänzung durch eine Mitteilung von Baltzer, der merogonische *Triton*-Bastarde mittels der Durchschnürungsmethode von Spemann erzeugte. Auch Baltzer stellt fest, daß sich am schlechtesten die *Tr. taen.* ♀ × *cris.* ♂-Merogone entwickeln, besser die *Tr. taen.* ♀ × *palm.* ♂-, aber auch diese noch erheblich schlechter wie die *taen.* ♀ × *taen.* ♂-Merogone.

Auch hier läßt sich wieder der Vergleich zu Boveris Seeigelarbeit ziehen. Der *Paracentrotus*-Kern vermag in entkernten *Parachinus*-Eiern die Entwicklung über die Gastrulation hinaus zu führen, ebenso wie der *Triton cris.*- und *palm.*-Kern im *Tr. taen.*-Plasma. — Die Frage, ob frühe larvale Charaktere durch den Samenkern vererbt werden, läßt sich freilich in keinem Fall entscheiden, da es keine Merkmale gibt, die zur Unterscheidung der früh absterbenden Larven führen könnten.

Die Versuche gewähren einen Einblick in die Wechselbeziehungen zwischen Plasma und Kern. In keinem Versuch vermag der artfremde Kern die Entwicklung ebenso zu leiten, wie der arteigene. Auch dann nicht, wenn die Bastardierung ohne Entkernung lebensfähige Bastarde gibt und also zwischen den Kernsubstanzen zum mindesten eine nahe Verwandtschaft besteht. — Besonders häufig kommt die Entwicklung der Merogone auf dem Stadium der Gastrulation zum Stillstand. Wir wissen, daß mit der Gastrulation die Plasmadifferenzierung einsetzt, die zweifelsohne auf die Tätigkeit der Kerne zurückzuführen ist, indem das Plasma vom Kern Impulse zur

Ausbildung spezifischer Strukturen erhält. Bei unsern bastardierte künftlich entkernten Eiern ist nun dies Verhältnis von Plasma und Kern gestört. Es fehlt dem Plasma die Fähigkeit, auf die vom artfremden Kern ausgehenden Einwirkungen zu reagieren. Das Protoplasma bedarf zu seiner Differenzierung und Vermehrung der Anwesenheit eines ihm adäquaten Kerns.

Herr G. Hertwig-Frankfurt a. M.: Die Entfaltung der Erbanlagen.

Auf Grund kritischer Wertung neuerer experimenteller Arbeiten wird in dem Vortrag die Frage behandelt: Welche Rolle spielt der Kern bei der Entfaltung der Erbanlagen. Zu ihrer Beantwortung boten sich zwei verschiedene Wege, die beide zu übereinstimmenden Endresultaten geführt haben. Einmal wurde die Kernsubstanz der Keimzellen selber qualitativ durch Radiumbestrahlung verändert und ihre Reaktionen im Entwicklungsprozeß studiert. Zweitens wurde der Spermakern durch Bastardierung in ein fremdes Plasmamilieu versetzt und beobachtet, wie er dort seine Wirkungen zu entfalten vermag.

1. Die Analyse der Radiumkrankheit ergibt, daß die bestrahlte Kernsubstanz sich vermehrt, aber infolge ihrer veränderten Konstitution mit dem an und für sich gesunden Plasma abnorme Reaktionen eingeht, die schließlich zu einem Zerfall des Kerns und der gesamten Zelle führen können. Benutzen wir diese Zell- bzw. Kernerkrankung als ein Zeichen dafür, daß in diesen Zellen abnorme Kernplasmareaktionen stattgefunden haben, indem das Radiumchromatin hier positive Wirkungen entfaltet, so zeigt die ungleiche Stärke dieser Kernerkrankungen oder ihr völliges Fehlen in den verschiedenen Geweben des Embryo, daß der Kern in ihnen verschieden funktionell beansprucht wird. Es läßt sich ferner zeigen, daß nicht die Quantität sondern die Qualität der von dem Kern zu leistenden Arbeit für das Auftreten oder Ausbleiben abnormer pathologischer Reaktionen in den Beziehungen zwischen Radiumkern und Zellplasma verantwortlich zu machen ist.

Hieraus ergeben sich folgende Vorstellungen über die Beziehungen zwischen Plasma und Kern während der Entwicklung. Für alle Wachstums- und Differenzierungsprozesse an den Embryonalzellen spielt der Kern eine entscheidende Rolle, indem zu ihrem Zustandekommen wechselseitige Reaktionen zwischen Kern und Plasma notwendig sind, die für die einzelnen verschiedenartigen Differenzierungsprozesse qualitativ verschieden und spezifisch sind.

2. Zu den gleichen Schlüssen führt die Analyse der Artbastarde. Falls das väterliche Chromatin in dem artfremden Eiplasma überhaupt noch vermehrungsfähig ist, sind drei Hauptfälle zu unterscheiden:

a) Die Fremdheit zwischen Bastardhalbkern und Eiplasma ist so groß, daß eine spezifische Wechselwirkung nicht möglich ist. Unter dem Einfluß des Eihalbkerne resultiert eine rein mütterliche Entwicklung. Die väter-

liche Kernsubstanz vermehrt sich dabei ungestört weiter und zeigt keinerlei Erkrankung, weil ihre funktionelle Inanspruchnahme zum Zellwachstum und zur Zelldifferenzierung ganz wegfällt (Beispiel: *Sphaerechinus* ♀ × *Antedon* ♂, Godlewski-Baltzer).

b) Der väterliche Kern beteiligt sich an der Zelldifferenzierung; die Kernplasmabeziehungen sind harmonisch. Resultat: fertile Bastarde.

c) Die Beziehungen zwischen Spermakern und Eiplasma sind disharmonische; der väterliche Kern erkrankt daher genau so wie der Radiumkern bei seiner disharmonischen funktionellen Beanspruchung. Das Endresultat ist daher das gleiche wie bei den Radiumversuchen: Störungen der Gastrulation, Mißbildungen des Zentralnervensystems und der Sinnesorgane (augenlose Fischbastarde von Loeb), Sterilität.

Schließlich zeigen die Versuche von Boveri und Paula Hertwig mit merogonen Seeigel- und Amphibienbastarden, daß nicht nur das spezifische, zur Zelldifferenzierung führende, sondern überhaupt jedes Zellwachstum einen Kern von ganz bestimmter, genau dem Eiplasma angepaßter Konstitution erfordert.

Zusammenfassung.: Der Kern kann auch in relativ fremdem Eiplasma sein Wachstum und seine Vermehrung ungestört ausführen; das Plasmawachstum und die Plasmadifferenzierung erfordert dagegen einen dem Plasma ganz adäquaten Kern. Hierfür sind im Kern verschiedene Bestandteile (Gene) enthalten, die ihre verschiedenen funktionellen Aufgaben bei der Entwicklung zu verschiedenen Zeiten zu leisten haben und nur dann aktiv werden. Diese Funktion ist unabhängig von dem Vermehrungs- und Teilungswachstum des Kerns. Bei Störungen des in der Norm harmonischen Kernplasmaverhältnisses unterbleibt entweder jede Wechselwirkung, oder es erfolgt bei geringen Graden der Disharmonie eine abnorme Reaktion zwischen Kern und Protoplasma und führt zur Erkrankung des Kerns bzw. seiner funktionell beanspruchten Teile.

An der Diskussion zu den beiden vorhergehenden Vorträgen beteiligten sich die Herren Haberlandt-Berlin, Levy-Berlin, Stieve-Halle und die Vortragenden.

Herr O. zur Strassen-Frankfurt a. M.: Die Bedeutung der Zweigeschlechtigkeit.

So sehr die Meinungen über die Bedeutung der Amphigonie auseinandergehen, so sind doch alle darin einig, daß sie 1. von ausschlaggebendem Nutzen für die Stammeserhaltung sein und 2. mit irgendeiner Lebensfähigkeit des Keimplasma zusammenhängen muß. Prüft man die Theorien im einzelnen, so ist zunächst die „Verjüngungslehre“ aus folgenden Gründen abzulehnen. Die amphigone Vermischung würde natürlich das „alternde“ Keimplasma nicht unmittelbar verjüngen, sondern höchstens den rhythmisch

auslösenden Reiz für eine (durch eigene Mechanismen bewirkte) Selbstverjüngung liefern können. Dies aber wäre sinnlose Verschwendung; denn die periodische Amphigonie bedarf zu ihrer zeitlichen Regelung selber eines rhythmischen Mechanismus, der, wenn einmal vorhanden, die Verjüngung unmittelbar auslösen könnte. Ferner steht das Vorhandensein rein monogoner Formen, sowie der Umstand, daß amphigone Arten an der Paarung verhindert werden konnten, ohne daß Alterserscheinungen eingetreten wären, in Widerspruch zur Verjüngungstheorie. Aus beiden Gründen folgt zugleich, daß die Zweigeschlechtigkeit auf eine verhältnismäßig langfristige Funktion des Keimplasma gemünzt sein muß. Als solche kommt nur die äußerst langsam fortschreitende, artenerzeugende Umwandlung des Keimplasma in Betracht, die wieder auf zwei einander entgegenwirkenden Geschehensarten beruht, der „streuenden“ Variantenbildung einerseits, der geradlinigen Vererbung andererseits. Jede dieser Geschehensarten setzt einen eigenen Mechanismus voraus. Es fragt sich also, ob Amphigonie eine von ihnen bewirkt. Zunächst kann sie nicht Ursache der streuenden Variantenbildung sein; denn unmittelbare Bewirkung ist ausgeschlossen, als zeitlicher Regulator des Variationsrhythmus aber wäre die Amphigonie — aus gleichem Grunde wie oben — verschwenderisch und geschähe auch viel zu oft. Ebenso wenig kommt die Amphigonie als Ursache der geradlinigen Vererbung in Betracht. Die allgemeine Vermischung aller auftretenden Varianten könnte zwar zu einer Konstanz der Arten führen, wenn es sich nur um quantitative Abweichungen handelte, unmöglich aber bei qualitativen. Demnach bedarf die qualitativ geradlinige Vererbung eines anderweitigen Mechanismus, und Amphigonie könnte höchstens eine Hilfseinrichtung zur Herbeiführung einer gewissen Einheitlichkeit der Stämme sein. Daß dieser beschränkte Nutzen jedoch der Daseinsgrund der Zweigeschlechtigkeit wäre, ist unwahrscheinlich, weil immer und überall nur zwei Keimplasmen pro Zeugung verschmolzen werden, während die Vereinheitlichung bei mehrfacher Verschmelzung entsprechend schneller zustande käme.

Kann also die Amphigonie weder der streuenden Variation noch der Vererbung wegen vorhanden sein, so bleibt noch die Möglichkeit, daß sie mit beiden zusammenhängt, und zwar, indem sie ihre beiden Mechanismen zeitweilig trennt. Der Nutzen einer solchen Trennung ließe sich einsehen. Die beiden funktionell entgegengesetzten Mechanismen könnten zu ihrer Bildung Stoffe benötigen, die einander widerstrebten, sich gegenseitig störten, so daß die Herstellung beider im gleichen Kern besondere Sicherungsmaßnahmen erforderlich machen würde. Durch räumliche Trennung während der Zeit der Gametenbildung würde diese Extraaufwendung erspart. — Daß bei der „Trennung der Geschlechter“ ein durchaus analoger Vorgang fraglos eingetreten ist, kann als Stütze der Hypothese betrachtet werden.

Diskussion: Herr Lenz-München und der Vortragende.

Herr H. Muckermann-Bonn: Aus der Keimzellforschung.

Es wurde bereits wiederholt Klage geführt, daß die Keimzellforschung hinter der sieghaft fortschreitenden experimentellen Vererbungsforschung sehr weit zurückbleibt. Wir dürfen die Schwierigkeiten der Technik nicht verkennen und auch nicht vergessen, daß Bedeutendes schon erreicht ist. Man vergleiche nur die beiden großen Sammelwerke von Grégoire. Jedenfalls sind die Erforscher des Kreislaufs der Keimbahn sehr viel glücklicher daran als jene Astronomen, die wie ein Svante Arrhenius den Kreislauf der Welten nachweisen möchten. Indessen ist die praktische Folgerung, die wiederholt ausgesprochen wurde, sehr wohl begründet, daß wir uns beeilen müssen, um die Ergebnisse der experimentellen Vererbungsforschung in den Symbolen der Keimzellforschung auszudeuten. Um nicht zu wiederholen, was von Nachtsheim eingehend dargelegt wurde, möchte ich aus der Geschichte der Keimbahn nur die Prophase der ersten Reifeteilung herausnehmen, um auf Grundlage eigener Untersuchungen bei Urodelen zu zeigen, wie sich in diesem Fall das hetero-homöotypische Schema mit vorausgehender Scheinreduktion und tatsächlicher Parasyndese zu erfüllen scheint. Zeichnungen und Mikrophotogramme mögen die Ausführungen unterstützen. Das erste Stadium der Prophase ist nach der Terminologie Winiwarters das Leptonema. Die Chromosomen entstehen aus der letzten Interphase in ähnlicher Weise wie in der gewöhnlichen Prophase. Eine Reihe von Parallelbildern lassen darüber wenig Zweifel. Von einem Spirem kann weder hier noch dort die Rede sein. Eine genaue Feststellung der 24 Chromosomen (16 deutlich größere und 8 deutlich kleinere) ist hier allerdings unmöglich. Aber man gewinnt doch den Eindruck, daß die Zahl nicht geringer ist als vorher. Der Unterschied in der Herausbildung der Chromosomen besteht darin, daß die Einzelfäden viel länger ausgezogen sind und eine eigenartige Orientierung zu suchen scheinen. In den Zellnestern, die weiter fortgeschrittene Leptonemen zeigen, gewahrt man eine sichtliche Tendenz, sich parallel zu lagern. Es handelt sich nicht um Zufallsbilder. Durchaus regelmäßig und eigenförmig weisen die Zellen in den betreffenden Nestern das gleiche Bild auf. Die starke Annäherung der Fäden aneinander, die teilweise als eine Verwebung erscheint, und die folgende Verdickung mit Querverbindungen läßt die bekannten Ausdrücke Zygonema und Pachynema als berechtigt erscheinen. Die Doppelnatur ist unzweifelhaft. Zugleich erkennt man deutlich, daß die beiden Fäden an- und umeinander gewunden sind. Damit beginnt das Strepsinema, das zur Diakinese überleitet. Es ist sehr bemerkenswert, daß im Strepsinema eine Längsteilung jedes der beiden Doppelfäden oder Gemini auftritt. Auch diese Erscheinung deutet darauf hin, daß die beiden Fäden, die einen Geminus zusammensetzen, keine Chromosomenhälften, sondern ganze Chromosomen darstellen, von denen ein jedes sich zur Längsspaltung anschickt. Doch werden diese durch

Längsspaltung entstehenden Hälften bis zur Auswirkung der Diakinese zusammengehalten. Erst nach Trennung der Chromosomen eines Geminus voneinander wird in der zweiten Reifeteilung die Trennung der Chromosomenhälften verwirklicht. Der Sinn der Parasyndese, die ich für Urodelen als die wahrscheinlichste Deutung der mikroskopischen Bilder ansehe, ist zunächst wohl der, einen gewissen Austausch von Teilchen, die die Vererbung von Anlagen bedingen, zu vermitteln. Im besondern werden die Annahmen von Koppelungen und Anlagenaustausch zytologisch verständlich. Es ist überraschend, die Chromosomenbilder, die Morgan zur Deutung seiner Eigenbefunde konstruiert, im vollendeten Strepsinema tatsächlich wiederzufinden. Überdies ist der Sinn der Vorgänge gewiß dieser, die Längshälften der beiden Chromosomen der Gemini bis nach der vollzogenen Trennung der Chromosomen selber zusammenzuhalten, damit so der Mechanismus der Mendelschen Spaltung, die die Loslösung ganzer Chromosomen voneinander erheischt, durch das übereilte Auseinanderweichen von Chromosomenhälften nicht verwirrt wird. Von einer tieferen Erklärung, die über die äußere Analogie hinausgeht, sind wir allerdings noch weit entfernt. Es ist ein Tasten, kein Ergründen, doch der einzige Weg, zu den Rätseln der Vererbung vorzudringen.

Diskussion: Herr Stieve-Halle, Wachs-Rostock, Levy-Berlin, Renner-Jena, Bresslau-Frankfurt a. M., Armbruster-Dahlem und der Vortragende.

Herr S. Gutherz-Berlin: **Das Geschlechtschromosomen-Problem bei den Säugetieren und dem Menschen** (mit Demonstrationen).

Bekanntlich sind wir auf Grund der Tatsachen der sogen. geschlechtsgebundenen Vererbung berechtigt, bei den Säugetieren und dem Menschen eine Heterogametie des männlichen Geschlechts zu postulieren, und es liegt natürlich nahe, diese Heterogametie nun auch direkt zytologisch zu erweisen, also zwei in bezug auf ihre Geschlechtstendenz verschiedene Sorten von Spermien aufzuzeigen, wie wir solche von Wirbellosen seit langem kennen. Die Bestrebungen in dieser Richtung gehen schon auf das Jahr 1909 zurück, aber noch immer darf das Problem nicht als gelöst bezeichnet werden, wenn sich auch schon zahlreiche Forscher in positivem Sinne geäußert haben. Die Schwierigkeiten, die hier vorliegen, sind in der Unübersichtlichkeit der Chromosomenverhältnisse bei den Säugern und den Vertebraten überhaupt begründet. Ein kritisches Studium der Literatur zeigt, daß bisher in diesem Stamme sogar der sichere Nachweis von Heterochromosomen, geschweige denn von Geschlechtschromosomen, noch nicht erbracht ist.

Bei dieser Lage der Dinge unternahm ich es, ein Säugetier, das eine vorzüglich klare Spermiogenese besitzt, systematisch in bezug auf diese zu untersuchen, und wählte dazu die weiße Maus. Hier gestattet der äußerst exakte Rhythmus der von der Peripherie nach dem Lumen des Samen-

kanälchens verlaufenden Entwicklungsbewegung, wie ich im Anschluß an die Methodik von Benda und besonders Regaud feststellte, z. B. 18 Entwicklungsschritte der für unsere Frage besonders wichtigen Spermiozyte mit völliger Sicherheit zu ermitteln und zu seriieren. Von dem Ergebnis der Untersuchung sollen nur die allerwichtigsten Punkte erwähnt werden (die ausführliche Arbeit¹⁾ erscheint im Archiv für mikroskopische Anatomie):

1. In den Spermiogonien findet sich kein Anhaltspunkt für das Vorhandensein von abweichenden Chromosomen. 2. In der Spermiozyte ist zunächst kein besonderes Chromosom vorhanden; Körper, die bei ungenauer Beobachtung in diesem Sinne gedeutet werden könnten, erweisen sich als Chromatindepots (Chromoplasten), die bei der Ausbildung des Spirems restlos aufgebraucht werden. 3. Im 9. Entwicklungsschritt der Spermiozyte (Stadium 7_{II} von Regaud), selten schon etwas früher, sondert sich ein Teil des Spirems in Form eines kompakten Körpers in einem kammerartigen Raum an der Kernperipherie ab und erweist sich hierdurch wie durch weitere an ihm sich abspielende Erscheinungen (Wachstums- und Sonderungsvorgänge, die schließlich gegen das Diakinese-Stadium hin zur Herausbildung eines der Kernmembran anliegenden Abschnitts von Doppelstäbchen- bzw. Vierergruppenform und eines dem Kerninnern zugewendet liegenden echten Nucleolus führen) als Heterochromosom. 4. Eine weitere Verfolgung des Heterochromosoms während der Reifeteilungen war nicht möglich, da es ungefähr die gleiche Größe wie die größeren gewöhnlichen Chromosomen besitzt und eine reguläre Heterokinese nicht vorkommt; die, besonders in der ersten Reifeteilung, nicht selten zu beobachtenden aberranten Chromosomen verhalten sich sehr unregelmäßig, scheinen aber kein Kunstprodukt zu sein, sondern z. T. eine abweichende Verteilung von Chromosomen auf die Spermiden zu bedingen, deren Bedeutung erst durch weitere Forschung aufzuklären sein dürfte. — Das Auftreten des Heterochromosoms inmitten der Wachstumsperiode der Spermiozyte erscheint an sich bemerkenswert, weil bisher für die Vertebraten stets angenommen wurde, daß die hier beschriebenen Heterochromosomen schon von der Telophase der letzten Spermiogonien-Mitose her übernommen würden, ferner aber auch deswegen, weil seine Heraussonderung auf dem Pachytän-Stadium erfolgt, also in einem Zeitpunkte, wann im Sinne der zurzeit herrschenden Anschauung die parallele Chromosomenkonjugation bereits vollzogen ist, deren als typisch geltende Bilder ich auch bei der Maus beobachten konnte. Wir werden also, wenn wir den Körper als Geschlechtschromosom interpretieren wollen, auf seine Deutung als X-Y-Paar mit ungefähr gleicher Komponentengröße hingewiesen.

¹⁾ Eine kurze, mit Abbildungen versehene vorläufige Mitteilung ist in dem Aufsatz „Geschlecht und Zellstruktur“ (Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1920, H. 45) enthalten.

Die Frage, ob der von mir 1911 in der menschlichen Spermiozyte aufgefundene Chromatinkörper ein Geschlechtschromosom ist, bedarf erneuter Untersuchung. Ich stehe nach den Analogien, die dieser Körper mit dem Heterochromosom der Maus darbietet, nicht an, ihn nunmehr als Heterochromosom zu betrachten. Bei der weiteren Untersuchung wird besonders darauf zu achten sein, ob der Körper wie bei der Maus erst inmitten der Wachstumsperiode auftritt, wofür mir schon manches zu sprechen scheint, und ob neben ihm noch ein zweiter, kleiner Chromatinkörper vorhanden ist, wie das Montgomery und neuerdings Wieman sowie soeben Painter beschrieben haben. Bilder, die mit der letzteren Angabe übereinstimmen, habe auch ich inzwischen mehrfach in meinen Präparaten aufgefunden. Ob es sich aber wirklich um ein X-Y-Paar handelt, wird erst nach sorgfältigster Analyse zahlreicher Präparate entschieden werden können. Als Fehlerquellen kommen für den „Y-Körper“ besonders echte Nucleolen und Mikrochromosomen in Betracht.

Demonstriert wurde von der Maus das Heterochromosom von seinem ersten Auftreten in der Spermiozyte bis zum Diakinese-Stadium, vom Menschen der Chromatinkörper der Spermiozyte in der Doppelstäbchen- sowie in der X-Y-Form.

Diskussion: Herr Stomps-Amsterdam, Lenz-München, Stieve-Halle, Nachtsheim-Berlin und der Vortragende.

Im Anschluß an die Vorträge fand noch eine Anzahl Demonstrationen statt.

Herr R. Goldschmidt-Dahlem demonstrierte eine große Zahl von künstlich erzeugten intersexuellen Schmetterlingen (*Lymantria dispar*).

Herr K. Bélař-Dahlem: Demonstration zur Zytologie von *Actinophrys sol*.

Die pädogame Befruchtung dieses einkernigen Heliozoons verläuft in folgender Weise: ein einzelnes Individuum umgibt sich mit einer Gallerthülle und teilt sich innerhalb dieser in zwei Gameten, welche zwei Reifungsteilungen absolvieren und sodann miteinander verschmelzen. Die zytologischen Phänomene zeigen hierbei eine völlige Übereinstimmung mit den entsprechenden Vorgängen bei höheren Organismen: es erfolgt Parallelkonjugation der Chromosomen unter Durchlaufen eines Synapsisstadiums und Zahlenreduktion in der ersten Reifungsteilung. Es waren Schnittpräparate aufgestellt, in denen Synapsis, Parallelkonjugation und Umeinanderwicklung der Chromosomen (Strepsinemstadium) bis zur Diakinese ersichtlich waren; außerdem lebende Kulturen und Zeichnungen.

Herr **M. Hartmann-Dahlem**: Demonstration über den **Formwechsel der Phytonadinen** (*Eudorina*, *Gonium*).

Herr **F. v. Wettstein-Dahlem**: Demonstration **polyploider Moosrasen**.

Im Anschluß an die Demonstrationen fand noch eine Besichtigung des Kaiser Wilhelm-Institutes für Biologie statt.

Am dritten Versammlungstage waren die Sitzungen im Anatomisch-Biologischen Institut. Die Gesellschaft hatte die Vorträge dieses Tages, die das Gebiet der menschlichen Vererbungslehre behandelten, gemeinsam mit der Deutschen Gesellschaft für Rassenhygiene und der Deutschen Gesellschaft für Bevölkerungspolitik angekündigt.

5. Sitzung.

Vormittags führte Herr **Ploetz-Herrsching** den Vorsitz. Die Sitzung begann wieder um 9 Uhr. Zunächst erstattete sein Referat

Herr **F. Lenz-München**: Über Erblichkeit menschlicher Anlagen.

Der Erblichkeitsforschung kommt große Bedeutung für die Erkenntnis der Ursachen menschlicher Krankheiten zu, insbesondere auch der Geisteskrankheiten und Psychopathien, weiter für das Verständnis der sonstigen Unterschiede der Menschen, einschließlich der seelischen, auch für die Unterschiede der anthropologischen Rassen, die von sonstigen erblichen Unterschieden nicht wesensverschieden sind. Die Erblichkeitswissenschaft hat geradezu die Grundlage aller biologischen Wissenschaften und damit auch der Anthropologie, der Psychologie, der Pathologie, der Heilkunde und der Hygiene zu bilden. Dieser Bedeutung muß auch ihre Stellung an den Hochschulen, insbesondere in der Ausbildung der Mediziner entsprechen, was noch ganz und gar nicht der Fall ist.

Die menschliche Erblichkeitsforschung, welche direkte Experimente nicht machen kann, ist methodologisch neben Analogieschlüssen aus Tierexperimenten hauptsächlich auf statistische Forschung angewiesen, die einerseits individualstatistisch (genealogisch bzw. kasuistisch) und andererseits massenstatistisch (demographisch bzw. biometrisch) betrieben werden muß. Durch Analogieschlüsse ist der Einsicht in die Geltung des Mendelschen Gesetzes für den Menschen, in die Nichtvererbung erworbener Eigenschaften, in die idiotypische Bestimmung des Geschlechts u. a. Bahn gebrochen worden, und die statistische Empirie hat die Bestätigung gebracht. Der Erkenntniswert der Empirie hat ebenso seine Grenzen wie der der Spekulation. Beide müssen sich dauernd wechselseitig befruchten und kontrollieren.

Auf dem Gebiet der Pathologie ist es oft schwer zu entscheiden, ob ein Zustand vorzugsweise durch Erbanlagen oder durch Umwelteinflüsse be-

dingt ist. In günstig gelagerten Fällen kann die Entscheidung aber auch leicht sein. Öfter genügt ein einziger sorgfältig durchforschter Stammbaum zur Entscheidung, ob ein krankhafter Zustand von einer oder von mehreren Erbinheiten abhängig ist, und wie diese sich im Erbgang verhalten, besonders, wenn es sich um einfach dominante oder um geschlechtsgebunden rezessive Anlagen handelt. In anderen Fällen ist die Anwendung massenstatistischer Methoden nicht zu umgehen. Durch solche konnte z. B. geschlechtsgebunden dominanter Erbgang für einen Teil der Anlagen zu brauner Augenfarbe dargestellt und für einen Teil der Anlagen, welche die seelische Ausstattung bedingen, sehr wahrscheinlich gemacht werden, wie an Material, das der Psychologe Peters gesammelt hat, gezeigt wird. Besonders schwierig ist die Erkennung seltenerer rezessiver Erbanlagen beim Menschen. Hierbei ist die Weinbergsche Summierungsmethode von Wert. Bei allen Zusammenzählungen von Erfahrungen an verschiedenen Familien besteht die Gefahr, daß idiotypisch verschiedene, aber phänotypisch ähnliche Bilder summiert werden, daß gleichsam die Blindschleichen zu den Schlangen gezählt werden, wie am Beispiel der Muskeldystrophien erläutert wird, von denen es einfach dominante, einfach rezessive und geschlechtsgebunden-rezessive Arten gibt. Ein Zurückbleiben der kranken Geschwister hinter der theoretisch zu erwartenden Zahl kann außer durch Umwelteinflüsse, durch Polymerie und durch selektive Sterblichkeit auch durch Auftreten neuer Mutationen bedingt sein; die ihrer Natur nach isoliert in der Familie sind. Da aus diesen Gründen die Weinbergsche Methode, so schön sie theoretisch ist, praktisch oft nicht zum Ziele führt, ist die Feststellung des Prozentsatzes der Vetternehen bei den Eltern der Kranken wichtig. Dieser ist um so höher zu erwarten, je seltener eine rezessive Anlage ist, wie Vortragender erstmalig auseinandergesetzt hat.

Bei allen Zahlenverhältnissen ist der mittlere Fehler der kleinen Zahl zu berechnen, und zwar, wo es möglich ist, vom hypothetischen Verhältnis aus, da mit dem empirischen Verhältnis auch der daraus berechnete Fehler eine starke zufällige Abweichung haben kann. Wo die Anwendung summenstatistischer Methoden in der Erbllichkeitsforschung unvermeidlich ist, wie z. B. bei stetigen (nicht alternativen) Unterschieden, sollte eine möglichst einfache Methodik gewählt werden. Die Pearsonsche Korrelationsrechnung ist zu umständlich, dabei aber keineswegs besonders „exakt“, da sie z. B. ganz andere Werte bei Seltenheit einer rezessiven Anlage als bei Häufigkeit gibt, obwohl die Erbanlage in beiden Fällen ganz die gleiche ist. Es wird daher vorgeschlagen, auf einer künftigen Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft ein einfacheres System der biometrischen Methodik zur Diskussion zu stellen.

Vor Eintritt in die Diskussion über das Referat folgten die beiden nächsten Vorträge:

Herr H. W. Siemens-Breslau: **Über die Vererbungspathologie der Haut.**

Vom Standpunkte der Vererbungslehre ist die Dermatologie eines der interessantesten Spezialfächer der Medizin, da die Zahl der idiotypisch bedingten Hautkrankheiten und der Formenreichtum ihrer Vererbungsmodi besonders groß ist.

Schon lange bekannt ist die dominante Vererbung in der Dermatologie. Von der Epidermolysis bullosa vererbt sich nur die einfache Form dominant. Die regelmäßigste Dominanz zeigt die Keratosis palmaris et plantaris, doch vererbt sich eine als Mal de Meleda bekannte Form dieses Leidens anders. Dominant sind ferner in vielen Fällen die Porokeratosis, die Moniletrichosis, das Oedema circumscriptum Quinckes, das Trophödem Milroys und nach den Beobachtungen des Vortragenden die Dermatochalasis palpebrarum und die Atherome, ferner Talgzysten und Milien. Dominante Vererbung kommt auch vor beim Albinismus localisatus, bei der Hypertrichosis und der Hypotrichosis, bei Nagel- und Zahnanomalien. Unregelmäßige Dominanz findet sich bei Trommelschlegelfingern, bei Ichthyosis vulgaris, Dermatitis herpetiformis Duhring, Epheliden, Lichen pilaris und Hyperidrosis manuum et pedum. Neben paratypischen Formen kommen unregelmäßig dominante vor bei Xanthomatosis, multiplen Teleangiektasen, Varicen, Akne, Canities. Bei der Psoriasis und dem Lichen ruber, die wahrscheinlich Infektionskrankheiten sind, spielt eine idiotypische, dem dominanten Modus nahestehende Disposition eine wichtige Rolle.

Als rezessiv erbliche Hautleiden waren bisher eigentlich nur der Albinismus universalis und das Xeroderma pigmentosum bekannt. Aber auch die Ichthyosis congenita, die Erythrodermie ichthyosiforme congénitale und die Epidermolysis bullosa dystrophica vererben sich im wesentlichen sicher rezessiv. Rezessive Vererbung ist ferner wahrscheinlich bei manchen Formen von Hautatrophie, Ichthyosis vulgaris, Keratosis palmaris et plantaris, Hydroa aestivale, Pseudoxanthoma elasticum, Raynaudscher Krankheit, Sklerodermie, Epidermodysplasia verruciformis, Acanthosis nigricans juvenilis, Hypotrichosis, Hypertrichosis und anderen Hautleiden.

So gut wie gar keine Beachtung fand bisher in der Dermatologie die geschlechtsabhängige Vererbung. Anidrosis (Fehlen der Schweißdrüsen) mit Haar-, Zahnanomalien und Sattelnase wurde in drei Familien als rezessiv-geschlechtsgebundenes Leiden beobachtet; der eine dieser Fälle betraf Hindus. Ferner vererbte ein Fall von dystrophischer Epidermolysis bullosa, ein Fall von Keratosis follicularis mit Degeneratio corneae und wahrscheinlich ein Fall von weißer Haarlocke rezessiv-geschlechtsgebunden. Mit Ausnahme des letzten wiesen alle eine Hypotrichosis auf. Dominant-geschlechtsbegrenzte Vererbung besteht mit Begrenzung aufs männliche Geschlecht wahrscheinlich bei der eigenartigen Keratosis der Familie Lambert

und bei der Alopecia pityrodes, soweit diese idiosyncratisch bedingt ist, mit Begrenzung aufs weibliche Geschlecht in einem Fall von Keratosis palmaris et plantaris. Auch partielle Geschlechtsbegrenzung wurde bei Hautkrankheiten gefunden.

Auch kompliziertere Vererbungsarten kommen in der Dermatologie vor. Die Komplizierung kann erstens in dem Sinne erfolgen, daß viele Merkmale gleichzeitig von einer Erbanlage abhängig sind (polyphäre Vererbung). Polyphänie („Vielmerkmaligkeit“) kommt bei dominanten, rezessiven und geschlechtsabhängigen Dermatosen vor.

Die Komplizierung kann zweitens dadurch erfolgen, daß ein Merkmal von einer Vielzahl von Erbanlagen abhängig ist (polyide Vererbung). Eine solche Poly-Idie („Vielanlagigkeit“) darf man besonders bei denjenigen Hautleiden in Betracht ziehen, die als Atavismen aufgefaßt werden müssen, da der echte Atavismus stets durch Wiedervereinigung getrennt gewesener Erbanlagen zustande kommt. Hierher gehören die überzähligen Brustwarzen, die Halsfisteln, die knorpelhaltigen Aurikularanhänge, das Epithelioma Brooke und das Syringom. Bei den gewöhnlichen Muttermälern (Naevi) muß dagegen die Frage nach ihrer Ätiologie vorläufig offen bleiben, denn familiäres Auftreten wurde bei ihnen so gut wie nicht beobachtet. Als kompliziert erbliches Leiden ist noch ein vom Vortragenden beschriebener, der Keratosis follicularis contagiosa verwandter Krankheitstypus anzuführen.

Schließlich sind drei Krankheiten zu erwähnen, bei denen die Vererbung heterophän, „verschiedenmerkmalig“ ist, d. h. bei denen eine anscheinend einheitliche Erbanlage in sehr verschiedener Ausprägung manifest werden kann: Die Darierische Krankheit und besonders die Recklinghausensche Krankheit und die tuberöse Hirnsklerose.

Auch in der Dermatologie zeigt sich ein Phänomen, dem, was bisher noch nicht beachtet wurde, anscheinend eine gewisse prinzipielle Bedeutung zukommt: Das Vorkommen verschiedener Vererbungsmodi bei identischen oder ähnlichen Krankheitsbildern. So scheinen z. B. von der Epidermolysis bullosa und von der Keratosis palmaris et plantaris regelmäßig dominante, unregelmäßig dominante, rezessive, geschlechtsabhängige und wohl auch überhaupt paratypische Formen nebeneinander vorzukommen. Hier können also offenbar ganz verschiedene Idiovariationen zu analogen phänotypischen Erscheinungen führen.

Die Aufzählung so vieler erblicher Hautleiden beweist die bisher noch wenig gewürdigte Reichhaltigkeit der vererbungspathologischen Befunde in der Dermatologie. Vom Standpunkt der Vererbungslehre interessierende Tatsachen und Probleme bietet die Dermatologie in so großer Zahl dar, daß bei der weiteren Erforschung der menschlichen Vererbungspathologie auch die Dermatologen das Recht und die Pflicht haben, mitzutun. (Soll ausführlich in Virchows Archiv veröffentlicht werden.)

Herr E. Toenniessen-Erlangen: Über die Vererbung der Alkaptonurie des Menschen.

Die Alkaptonurie beruht auf einem rezessiven Faktor und wird unabhängig vom Geschlecht vererbt.

In der Diskussion zu dem Referat und den beiden Vorträgen warf Herr Westenhöfer-Berlin die Frage nach der Erbllichkeit des Krebses auf. Herr Lenz-München glaubt, daß der Krebs durch Idiokinese somatischer Zellen entstehe. Alle Körperzellen haben an und für sich die Fähigkeit zu unbeschränktem und zerstörendem Wachstum. Die befruchtete Eizelle verhält sich in der Gebärmuttereschleimhaut zunächst wie eine bösartige Geschwulst. Schließlich aber gewinnen normale Hemmungen, die offenbar in der Erbmasse angelegt sind, die Oberhand, und das Wachstum kommt zu einem gewissen Stillstand. Durch zerstörende Einwirkungen auf Zellkerne (z. B. durch Röntgenstrahlen) können diese Hemmungen jedoch ausgeschaltet werden, so daß nunmehr unbeschränktes und zerstörendes Wachstum eintreten kann. Der Krebs ist also vergleichbar gewissen Knospenmutationen bei Pflanzen. Die entscheidende Ursache dürfte daher meist in Umwelteinflüssen zu suchen sein. Aber verschiedene Erbmassen sind in verschiedenem Grade zu solchen Mutationen disponiert. Eine rezessive erbliche Anomalie der Haut, das *Xeroderma pigmentosum*, führt unter der Einwirkung von Sonnenlicht regelmäßig zu Krebs. Herr Poll-Berlin berichtet über gehäuftes Auftreten von Krebs in einer Familie. Herr Siemens-Breslau weist indessen darauf hin, daß dies allein die Erbllichkeit des Krebses nicht beweise. Instruktiver sei der Fall des *Xeroderma pigmentosum*.

Außerdem beteiligten sich an der Diskussion die Herren Berndt-Berlin, Crzellitzer-Berlin, Kékulé von Stradonitz-Berlin und Frau Haase-Bessell-Dresden.

Schluß der Sitzung um 1 Uhr.

6. Sitzung.

Eröffnung der Nachmittags-Sitzung um 3²⁵ Uhr, Vorsitzender Herr Poll-Berlin.

Fräulein A. Bluhm-Dahlem: Alkohol und Nachkommenschaft.

1. Quantitative Wirkung. Die auf Grund älterer Experimente und Statistiken weit verbreitete Annahme, daß Alkoholismus die Fruchtbarkeit erhöht, gilt nur für geringe Dosen; größere Dosen setzen die Fruchtbarkeit herab. Bilskis Frösche, Stockards Meerschweinchen (geringere Wurfgröße); Bluhms weiße Mäuse (♂ alk. gleiche Wurfgröße, aber 62% unfruchtbare Paarungen; ♀ alk. nur 12 Würfe von 35 Tieren in 7 Monaten), Pearl bei Hühnern (mittlere Dosen), wenn nur ♂ alk. keine Herabsetzung, ♂ + ♀ alk. in 59% der Eier überhaupt keine Embryonen.

Geschlechtsverhältnis. Blum: erhebliche Steigerung der Männchenziffer durch Alkoholisierung des Vaters; Pearl: geringe Herabsetzung der Männchenziffer; Stockards Zahlen unbrauchbar.

2. Qualitative Wirkung. Bilski: in kleinen Dosen entwicklungs-fördernd; es sterben aber viele Embryonen ab, so daß weniger Larven als bei Kontrolltieren resultieren; größere Dosen entwicklungsstörend, aber keine Mißbildungen beobachtet. Pearl: Bei Alkoholisierung lediglich des ♂ schlüpfen mehr Junge aus als aus normalen Eiern; bei Alkoholisierung beider Eltern sehr erheblich weniger. Gewicht der Alkoholikernachkommen größer als bei normalen, Zahl der schwächlichen und mißbildeten Individuen geringer (Auslese).

Stockard: Erhöhte früh- und spätvorgeburtliche Sterblichkeit; erhöhte Jugendsterblichkeit, mehr als 2% Mißbildungen gegenüber 0% bei normalen; schlechtere Entwicklung, gemessen am Gewicht. All diese Erscheinungen machen sich bis in die F₄-Generation hinein geltend. Blum: Jugendsterblichkeit einschließlich Totgeburt rund 20% höher als bei normalen.

3. Übertragungsmodus. Da es weder Pearl noch Stockard gelang, bekannte mendelnde Eigenschaften durch Alkohol zu beeinflussen, schließt letzterer, daß es sich nicht um eigentliche Vererbung, sondern um eine Übertragung erworbener Zustände des elterlichen Keimplasmas auf dasjenige der Nachkommenschaft handelt. Es tritt im Laufe der Generationen keine Spontanregeneration, sondern nur eine Abschwächung dieser Zustände durch Zufuhr gesunden Keimplasmas ein. Stockards Beobachtungen nicht ausreichend beweisend für seine Auffassung; Frage der Vererbung alkoholischer Keimschädigung bleibt offen.

4. Folgerung für die Rassenhygiene. Der Alkohol als Volksgenußmittel ist nach wie vor energisch zu bekämpfen.

Diskussion: die Herren Stieve-Halle, Westenhöfer-Berlin, Lenz-München, Muckermann-Bonn, Ploetz-Herrsching, Correns-Dahlem, Goldschmidt-Dahlem und die Vortragende.

Herr M. Westenhöfer-Berlin: Über die Bezeichnung „Rassenhygiene“ und Änderungsvorschlag. (Manuskript nicht eingegangen.)

Dem Vorschlage des Vorsitzenden, nicht in eine Diskussion über den Vortrag einzutreten, da es sich bei dem Thema um eine interne Angelegenheit der Gesellschaft für Rassenhygiene handle, stimmt die Versammlung zu.

Herr Westenhöfer zieht den zweiten von ihm angekündigten Vortrag über positive Deszendenzhygiene zurück.

Herr H. Poll-Berlin: Über Zeugegebote.

In der angewandten pflanzlichen und tierischen Erbkunde stellt zumeist die Entscheidung, in welchem Verhältnis der Zahl nach zueinander die Individuen einer Sorte vermehrt werden sollen, gar kein Problem dar. Anders

in der angewandten menschlichen Erbkunde, in der es keine Züchter, sondern nur Selbstzucht gibt. Hier liegt in der Antwort auf die Frage, welche Ehen durch starke oder schwache Fortpflanzungstätigkeit die Nachkommenschaft eines Volksganzen aufbauen sollen, die eigentliche quantitativ-qualitative Lösung der deszendenzhygienischen Aufgabe beschlossen.

Von dem sehr allgemeinen Befehl „Seid fruchtbar und mehret Euch“ abgesehen, hat bisher nur Grotjahn¹⁾ (1921) versucht, die Fortpflanzungstätigkeit in einen zahlenmäßig bestimmten Rahmen zu fassen. Er fordert eine Sonderung der Ehen in zwei Klassen: die Hauptklasse soll eine Pflichtzahl von drei Kindern für jede Ehe bis zum fünften Lebensjahre aufziehen, die Sonderklasse soll das Recht haben, diese Zahl bis auf das Doppelte zu überschreiten.

Jedes differentielle Zeugegebot stellt eine Funktion, eine im übrigen sehr einfache Gleichung dar. Es hat ja zum Ziel, die durchschnittliche Kinderzahl für jede Ehe auf einzelne Gruppen von Ehen zu verteilen. Die eine Gruppe oder Sorte von Gruppen wird dabei eine Kinderzahl größer als der Durchschnitt zugewiesen erhalten müssen, die zweite Gruppe vielleicht gerade die mittlere Kinderzahl, die dritte eine solche unter dem Durchschnitte. Alle diese Kinderzahlen zusammen müssen wieder die allgemeine durchschnittliche Kinderzahl ergeben, wenn man die Zahl der Ehen, auf die sie entfallen, mit in Rechnung zieht. Es mutet seltsam an, daß diese Rücksicht auf die Zahl der Ehen in den einzelnen Gruppen noch niemals eine Rolle bei der Erörterung solcher Gebote gespielt hat. Denn letzten Endes hängt von dieser Verknüpftheit der Erfolg jeder derartigen Maßnahme ab. Bringt man diese Größen in einfacher mathematischer Weise in die Form einer Gleichung, so liefert sie geradezu eine Formel, nach der man die erforderlichen Kinderzahlen ihrerseits aus der bekannten Zahl der Ehen in den einzelnen Gruppen berechnen kann. Stellt man diese Gleichungen in der Form einer Kurve dar, so kann man alle Einzelfälle aus ihrem Verlaufe einfach ablesen. Es handelt sich bei dieser Darstellung wohlgemerkt nicht um den wirklichen Inhalt der Zeugeregeln, sondern um die Aufklärung über den funktionalen Zusammenhang zwischen den Größen ihrer einzelnen Glieder.

Als Beispiel sei erstens das Grotjahn'sche Zeugegebot, zweitens der Grundsatz der Ehedritteltung formelhaft dargestellt.

1. Sei k_1 die durchschnittliche Kinderzahl für jede Ehe, k_1 die Kinderzahl für die Ehen der Hauptklasse (d), k_2 die der besonders erb- oder aufzuchtstüchtigen Sonderklasse (h), so folgt

$$\begin{aligned} h + d &= 100 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad 1 \\ k_2 \cdot h + k_1 \cdot d &= 100 \quad k_1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad 2 \\ h &= 100 \frac{k_1 - k_1}{k_2 - k_1} \quad . \quad . \quad 3. \end{aligned}$$

In ähnlicher Weise lassen sich 1 und 2 nach k_1 , k_2 , d usw. auflösen.

¹⁾ Geburtenrückgang und Geburtenregelung. Berlin, Oskar Coblenzer.

Ist nach Grassl¹⁾ (1907) für den Fall, daß eine Bevölkerung sich gerade auf ihrem Stande erhält, weder abnimmt, noch sich vermehrt, $k = 3,4$, nach Grotjahn (1921) $k_1 = 3$, $k_2 = 6$, so wird

$$h = 100 \frac{3,4 - 3,0}{6,0 - 3,0} = 13,3 \text{ v. H.},$$

d. h. um eine Bevölkerung gerade in ihrem Zahlenbestande unverändert zu erhalten, müssen 13,3 v. H. aller Ehen 6 Kinder bekommen, d. h. in der Bezeichnungsweise von Grotjahn als besonders Rüstige anerkannt werden. Ist eine wenn auch nur bescheidene Vermehrung des Volkes beabsichtigt, soll also etwa die durchschnittliche Kinderzeugeziffer statt 3,4 etwa 4,0 betragen, so ergibt das Einsetzen in die Formel 3. den Wert von $h = 33,3$ v. H., oder ein Drittel sämtlicher Ehen muß als besonders hochwertig erklärt werden, um das angestrebte Ziel zu erreichen.

2. Sei k_1 wieder die durchschnittliche Kinderzahl für jede Ehe, k_1 die Zahl der Kinder einer mittelwertigen Gruppe (m), k_2 die der hochwertigen Ehen (h), k_3 endlich aber die der unterwertigen Ehen (u), so beruhen die Gleichungen für die Ehedritteltung:

$$\begin{aligned} h + m + u &= 100 \dots\dots\dots 1 \\ k_2 \cdot h + k_1 \cdot m + k_3 \cdot u &= 100 \quad k_1 \dots\dots\dots 2. \end{aligned}$$

Verhindert man durch irgendwelche sozialen oder sonstigen deszendenz-hygienischen Maßnahmen die Unterwertigen gänzlich an der Fortpflanzung, wird also $k_3 = 0$, so erhält man durch einfaches Ausrechnen:

$$k = \frac{100 k_1 - k_1 (100 - u)}{k_2 - k_1} \dots\dots\dots 3$$

$$k_2 = \frac{1}{m} 100 k_1 - k_2 \dots\dots\dots 4$$

und entsprechende Formeln für die übrigen Glieder.

Hält man an einer durch $k_1 = 4,0$ gegebenen Vermehrungsziffer fest, ferner an der Kinderzahl für hochwertige Ehen nicht höher als $k_2 = 6$, und der Annahme, daß etwa 10 v. H. sämtlicher Ehen als besonders Rüstige gelten können, weitere 10 v. H. als durchaus unerwünschte auszuschalten seien, so kommt man z. B. zu der Lösung nach 4 $k_1 = \frac{1}{80} (400 - 60) = 4$, also zu dem Zeugegebot von 4 Kindern für jede Ehe.

In gleicher Weise lassen sich für alle gegebenen Verhältnisse aus den Formeln die notwendigen Folgerungen ableiten.

Eine Diskussion über den Vortrag unterbleibt gleichfalls aus den oben genannten Gründen.

¹⁾ Grassl, Der Geburtenrückgang in Deutschland. Kempten u. München 1914.

Herr G. Just-Dahlem: Wahrscheinlichkeit und Empirie in der menschlichen Erblichkeitsstatistik.

Zur Ausschaltung des Rezessiven-Überschusses, der bei der Bearbeitung rezessiver menschlicher Erbanlagen auftritt, ist von Weinberg die Geschwister- und Probanden-Methode angegeben worden. Es ist von Wichtigkeit, diese durch mathematisch-statistische Überlegung gewonnenen Methoden an empirischem Material zu erproben. Dies hat Vortragender mit *Drosophila* getan. Durch Aufteilung der Nachkommenschaften je eines Pärchens wurden zahlreiche „Familien mit geringer Kinderzahl“ erhalten, und die Anwendung der Methoden auf diese künstlichen menschlichen Familien hatte dann das gleiche Resultat zu ergeben, wie die einfache Auszählung der Nachkommenschaften in bezug auf das untersuchte Merkmalspaar Rot- und Weißäugigkeit. Vortragender handelt nur von der Geschwistermethode.

Ausgehend von fünf Nachkommenreihen, die sehr genaue 3:1-Zahlen zeigten, wurden die Familien mit gleicher Kinderzahl daraufhin verglichen, wie weit den theoretischen Rezessiven-Verteilungszahlen (d. h. den Zahlen, die angeben, wieviel Familien etwa mit vier Kindern 0, wieviel 1, 2 usw. Rezessive besitzen), wie weit diesen Zahlen die empirischen Werte nahe kommen. Dabei ergeben sich bisweilen selbst bei kleinen Zahlen verblüffend genaue Übereinstimmungen; allgemein gesagt, die Übereinstimmungen von verschiedenen Genauigkeitsgraden.

Entsprechend dieser größeren oder geringeren Genauigkeit ist das Resultat der Weinberg'schen Geschwistermethode bei diesen Teilgruppen mehr oder weniger gut, fast immer aber ausreichend, um den Schluß auf die ursprünglichen Zahlen 75 %: 25 % zu rechtfertigen.

Ordnet man nun sämtliche Familien mit ihren verschiedenen Kinderzahlen wieder in die fünf Ausgangsreihen ein und prüft diese Reihen als ganze, so geben vier ein gutes, eine ein außerhalb der dreifachen mittleren Fehlergrenze fallendes Resultat.

Was sagt dieses schlechte Resultat? Wie weit würde sich in praxi von einem solchen der rückwärtige Schluß auf schlechte Ausgangszahlen rechtfertigen lassen? Zur empirischen Beurteilung dieser Frage wurde ein Gesamtmaterial von 20 Familienreihen mit fast 6000 Individuen benutzt. Die Frage lautete jetzt ganz allgemein: wie weit stimmen die mit der Geschwistermethode errechneten Zahlen mit den empirischen Ausgangszahlen (nicht: mit den idealen Mendelproportionen) überein? Wiederum zeigen sich größere und geringere Übereinstimmungen, und von den zwanzig Zahlenwerten liegt nur wieder jener eine außerhalb der üblichen Fehlergrenzen. Die Auszählung nun, wie oft Abweichungen höheren und geringeren Grades vorkommen, ergibt — sowohl für die zehn Reihen mit der 3:1-Aufspaltung wie für die zehn Rückkreuzungsreihen mit der 1:1-Proportion — mit großer Genauigkeit, daß die Abweichungen eine Zufallskurve bilden. Mit anderen

Worten: die Weinberg-Zahlen geben innerhalb der mit allem Zahlenmaterial notwendig verbundenen Zufallsschwankungen die Ausgangsproportionen wieder. Eine so abweichende Zahl wie 14,22% (statt der erwarteten 25%) ist ein extremer „Weinberg-Abweicher“ von 19,39%; diese empirische Ausgangsproportion ist ihrerseits wieder ein extremer „Mendel-Abweicher“ von 25%.

Bei der praktischen Verwertung der Methoden, die sich auch dietierische Erbforschung bei der Erbanalyse der großen Haussäugetiere zunutze machen sollte, sind die hier vorgeführten Dinge im Auge zu behalten, da mit dem Kleinerwerden des Materials die relative Schwankungsbreite immer größer wird.

Diskussion: die Herren Lenz-München, Orzellitzer-Berlin, Poll-Berlin, Correns-Dahlem und der Vortragende.

Demonstrationen fanden statt von

Herrn H. Poll-Berlin: 1. Eineiige Zwillinge. 2. Vogelbastarde.

Zum Schlusse dankte Herr Poll dem Vorbereitungsausschuß für seine Bemühungen. Der Vorsitzende, Herr Correns, dankte der Versammlung für die rege Teilnahme und schloß mit dem Wunsche: „Auf Wiedersehen im nächsten Jahre in Wien“.

Schluß der Sitzung 6¹⁰ Uhr.

Am Samstag, den 6. August fand vormittags ein Rundgang durch den Zoologischen Garten unter Führung des Direktors, Herrn Geheimrat Heck, statt, zu dem sich noch eine größere Zahl von Teilnehmern am Kongreß eingefunden hatte. Besonderes Interesse erregte das vor kurzem im Garten geborene Schimpansen-Junge, das erste in Europa zur Welt gekommene. Durch das Aquarium, dessen Bestände ebenso wie die des Gartens trotz der Schwierigkeiten in der Beschaffung schon wieder sehr reichlich sind, führte dessen Kustos, Herr Dr. Heinroth.

Der Vorsitzende:
Correns.

Der Schriftführer:
Nachtsheim.

Satzungen der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.

§ 1. Der Verein heißt: Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. Er hat den Zweck, die Vererbungswissenschaft zu fördern. Dazu dient in erster Linie die jährliche Abhaltung einer Versammlung.

§ 2. Zur Aufnahme als Mitglied ist Vorschlag durch zwei Mitglieder erforderlich; über die Aufnahme entscheidet der Vorsitzende. Gegen eine Ablehnung ist Berufung an die Mitgliederversammlung zulässig. Der Austritt erfolgt durch einfache Mitteilung an den Vorsitzenden. Der Ausschuß eines Mitgliedes erfolgt auf Antrag des Vorsitzenden durch Beschluß der Mitgliederversammlung.

§ 3. Der Jahresbeitrag beträgt für Reichsdeutsche zehn Mark, für Deutsch-Österreicher und Deutsche aus den übrigen Teilen des alten Österreich-Ungarn zwanzig Kronen der betreffenden Landeswährung, für alle übrigen Mitglieder fünf Schweizer Franken.

§ 4. Die Vereinsgeschäfte werden geführt durch einen Vorstand, der alljährlich von der Mitgliederversammlung für das nächste Rechnungsjahr neu gewählt wird. Der Vorstand besteht aus: 1. einem Vorsitzenden, 2. einem Schrift- und Kassenführer. Stellvertreter des Vorsitzenden ist jeweils der Vorsitzende des vorangegangenen Jahres. Die Wahl des Vorstandes geschieht durch verschlossen abzugebende Stimmzettel. Wahl durch allgemeinen Beifall ist zulässig. Im allgemeinen soll der Vorsitzende aus dem Ort gewählt werden, in dem im folgenden Jahre die Hauptversammlung stattfindet. Den Ort dieser Versammlung bestimmt ebenfalls die Hauptversammlung.

§ 5. Ein Bericht über die Hauptversammlung erscheint in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Jeder Vortragende ist verpflichtet, zu diesem Zweck ein höchstens eine Druckseite beanspruchendes Referat über den Inhalt seines Vortrages dem Vorsitzenden auszuhändigen. Einen Sonderabdruck dieses Berichtes erhält jedes Mitglied kostenlos zugesandt. Über den Ort der ausführlichen Veröffentlichung der Vorträge entscheiden die Vortragenden selbst, doch hat sich die Schriftleitung der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre bereit erklärt, die Vorträge zum Abdruck zu bringen und sie unter Umständen als geschlossenen Band herauszugeben.

§ 6. Alle Beschlüsse der Versammlung erfolgen durch einfache Majorität, bei Stimmengleichheit entscheidet die Stimme des Vorsitzenden. Anträge von größerer Wichtigkeit, so vor allem bei Änderung der Satzungen, auf Auflösung des Vereins und dergl. müssen bei der Einladung zur Versammlung im Wortlaut mitgeteilt werden.

Verzeichnis der Mitglieder.

(Stand am 1. Dezember 1921: 227 Mitglieder).

Etwaige Fehler und Adressenänderungen sind dem Schriftführer baldigst bekanntzugeben.

Åkerman, Dr. Å., Svalöf, (Schweden).

Alverdes, Dr. Friedrich, Privatdozent, Halle, Zoolog. Institut.

Appel, Geh.-Reg.-Rat Prof. Dr. Otto, Berlin-Dahlem, Biologische Anstalt, Königin-Luisestr. 17.

Armbruster, Dr. Ludwig, Privatdozent, Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie.

Arndt, Dr. Walter, Berlin N. 4, Museum für Naturkunde, Invalidenstr. 43.

Baltzer, Prof. Dr. Fritz, Bern, Zoolog. Institut.

Bannier, Dr. J. P., Utrecht, J. W. Frisostraat 18.

- Barfurth, Geh. Rat, Prof. Dr. Dietrich, Rostock.
- Bauch, Dr. R., Berlin, Petersburgerstr. 84.
- Bauer, Dr. Viktor, Leiter des Instituts für Seentorschung, Langenargen am Bodensee.
- Baur, Prof. Dr. Erwin, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landw. Hochschule, Institut für Vererbungsforschung.
- Becher, Prof. Dr. S., Gießen, Zoolog. Institut.
- von Behr-Pinnow, Kabinettsrat, Dr. jur. et Dr. med. hc., Pinnow b. Murchin, Neuvorpommern.
- Behrens, Prof. Dr. J., Hildesheim, Sedanstr. 47.
- Belar, Dr. Karl, Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie.
- Benecke, Prof. Dr. W., Münster i. Westf., Botanisches Institut.
- Bergerhoff, Karl, Berlin-Steglitz, Schloßstr. 53.
- Berndt, Dr. Wilhelm, Abteilungsvorsteher, Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Institut.
- Blum, Dr. med. Agnes, Berlin-Lichterfelde, Unter den Eichen 54.
- Böhlke, Dr. Walther, Hauptgestüt Graditz (Bez. Halle).
- Brasch, Dr., Wannsee b. Berlin, Moltkestr. 12.
- Braus, Prof. Dr. H., Würzburg, Anatomische Anstalt.
- Bredemann, Reg.- u. Ökonomierat Dr. G., Landsberg a. W., Staatl. landw. Versuchs- u. Forschungsanstalten, Theaterstr. 8.
- Breßlau, Prof. Dr. Ernst, Frankfurt a. M., Paul Ehrlichstr. 32.
- Briquet, Prof. Dr. Raul, San Paolo, Brasilien, Universität.
- Broili, Regierungsrat Dr. Jos., Berlin-Steglitz, Grunewaldstr. 4 II.
- Buchner, Prof. Dr. Paul, München, Zoolog. Institut, Neuhauserstr. 51.
- Buder, Prof. Dr. Johannes, Leipzig, Botan. Institut, Linnéstr. 1.
- Burgeff, Prof. Dr. Hans, München, Botan. Institut.
- Burkhardt, Dr. Franz, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landw. Hochschule.
- Busse, Geh. Ob.-Reg.-Rat, Prof. Dr. Walter, Berlin-Wilmersdorf, Hildegardstr. 2.
- Cords, Prof. Dr. Richard, Augenarzt, Cöln-Lindenthal, Kinkelstr. 17.
- Cori, Prof. Dr. C. I., Prag II 1594, Weinberggasse 3, Zoolog. Institut der Deutschen Universität.
- Correns, Geh. Rat Prof. Dr. C. E., Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie.
- Cretschmar, Max, cand., Frankfurt a. M., Eschersheimer Landstr. 6.
- Demoll, Prof. Dr. Reinhard, München, Veterinärstr. 6.
- Dern, Bay. Landesinspektor f. Weinbau, Ob. Reg.-Rat., Würzburg, Hindenburgstr. 3.
- Diels, Prof. Dr. L., Berlin-Dahlem, Altensteinstr. 4.
- Doflein, Geh. Rat Prof. Dr. Franz, Breslau 9, Zoolog. Institut, Sternstr. 21.
- Duckart, Joachim, Dipl. agr., Berlin W. 62, Keithstr. 21.
- Dürigen, Br., Honorararzt, Berlin-Friedrichsfelde, Salzmannstr. 11.
- Dürken, Prof. Dr. Bernhard, Breslau, Anatomisches Institut.

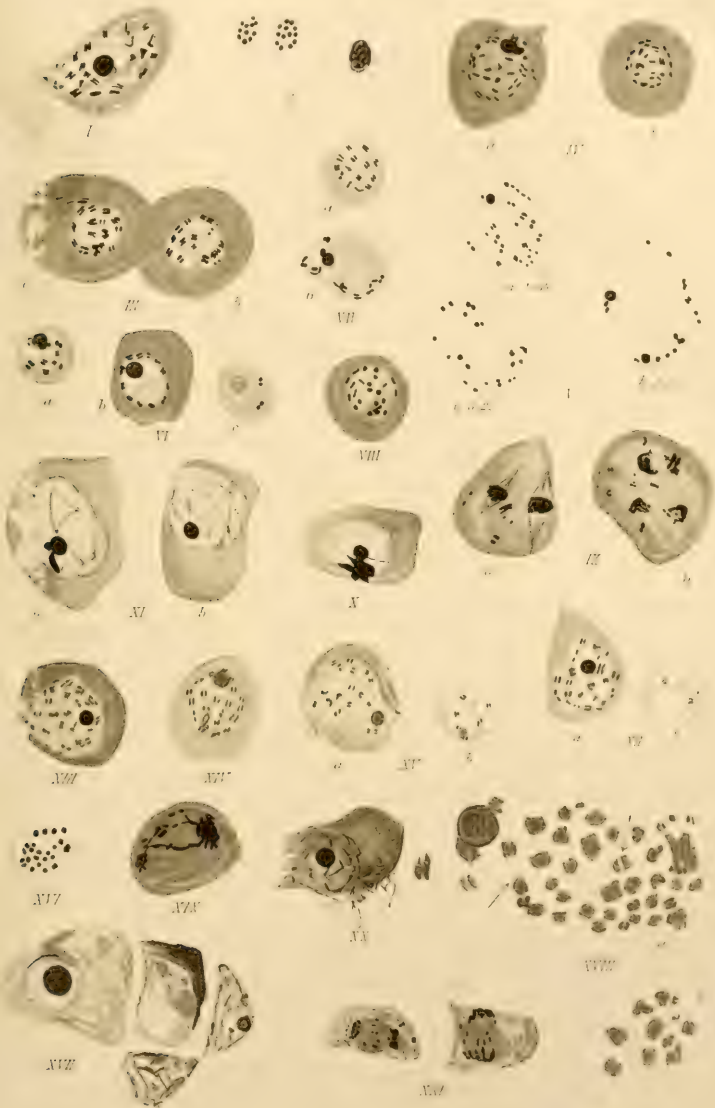
- Duysen, Dr. F., Honorar Dozent, Berlin NW. 23, Altonaerstr. 21.
 Edler, Geh. Rat Prof. Dr., Jena, Landwirtschaftl. Institut der Universität.
 Engler, Geh. Ober-Reg.-Rat, Prof. Dr. A., Berlin-Dahlem, Botanischer Garten.
 Erdmann, Dr. Rhoda, Privatdozentin, Berlin-Wilmersdorf, Nassauischestr. 17 I.
 Erhard, Dr. Hubert, Privatdozent, Gießen, Zoolog. Institut, Bahnhofstr.
 Erlenmeyer, Hans, Berlin-Steglitz, Ringstr. 56.
 Ernst, Prof. Dr. Alfred, Zürich, Institut für allgemeine Botanik.
 Federley, Prof. Dr. Harry, Helsingfors (Finnland), Zool. Institut.
 Fick, Prof. Dr. R., Berlin, Anatomische Anstalt.
 Fischer, Prof. Dr. Eugen, Freiburg i. Br., Anatomisches Institut.
 Fleischer, Prof. Dr. B., Direktor der Universitäts-Augenkl. in Erlangen.
 Freudenberg, Richard, Weinheim i. B.
 von Fritschen, Saatzüchtdirektor Dr. Kurt, Slagelse (Dänemark), Slotsgade 5.
 Frölich, Prof. Dr. Gustav, Halle a. S., Sophienstr. 75.
 Fruwirth, Prof. Dr. C., Waldhof-Amstetten, Nieder-Österreich.
 Gaffron, Dr. E., Schlachtensee b. Berlin, Klopstockstr. 34.
 Gertz, Th., cand., Berlin SW. 68, Simeonstr. 10.
 Giesenhagen, Geh. Rat Prof. Dr., München, Botan. Institut der tierarztl. Fakultät der Universität.
 Gilg, Ernst, Berlin-Dahlem.
 Goldschmidt, Prof. Dr. Richard, Berlin-Dahlem, Kais.-Willh.-Inst. f. Biologie.
 Graebner, Prof. Dr. R., Berlin-Dahlem, Botan. Garten und Museum.
 Grote, Dr. L. R., Oberarzt der mediz. Klinik, Privatdozent, Halle a. S., Tiergartenstr. 10.
 Gruber, Prof. Dr. Karl, München, Technische Hochschule.
 Gruber, Geh. Rat Prof. Dr. Max, München, Hygienisches Institut.
 Guthertz, Dr. S., Privatdozent, Berlin NW. 6, Luisenstr. 56, Anatomisch-Biologisches Institut.
 Haase-Bessell, Frau Dr. Gertrud, Dresden, Hospitalstr. 3 II.
 Haecker, Prof. Dr. Valentin, Halle a. S., Zoolog. Institut.
 Haniel, Dr. C. B., München, Pienzenauerstr.
 Harms, Prof. Dr. W. J., Marburg, Zoologisches Institut.
 van der Hart, R. M., Haarlem (Holland), Gaelstraat 51.
 Hartmann, Prof. Dr. Max, Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut f. Biologie.
 Hauchecorne, Fritz, cand., Berlin W. 30, Viktoria Luiseplatz 6.
 Heck, Geh. Rat Prof. Dr. L., Direktor des Zoolog. Gartens, Berlin W. 62, Kurfürstendamm 9.
 Heider, Geh. Rat Prof. Dr. Karl, Berlin N. 4, Zoologisches Institut.
 Henseler, Prof. Dr. Heinz, München, Technische Hochschule.
 Herbst, Prof. Dr. Curt, Heidelberg, Zoolog. Institut, Weberstr. 18.
 Hertwig, Dr. Günther, Privatdozent, Frankfurt a. M., Anatomisches Institut.
 Hertwig, Dr. Paula, Privatdozentin, Grunewald, Wangenheimstr. 28.
 v. Hertwig, Geh. Rat Prof. Dr. Richard, München, Schackstr. 2 III.

- Hesse, Prof. Dr. Richard, Bonn a. Rh., Zoolog. Institut.
 Heymons, Prof. Dr. Richard, Berlin N. 4, Zoologisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule.
 Hillmann, Prof. Dr. P., Tilyberg, Post Neuburg i. Mecklbg.
 Hindorf, Dr. Richard, Berlin W. 35, Flottwellstr. 3.
 Hirsch, Dr. Max, Berlin W. 30, Motzstr. 34.
 Hirschfeld, Sanitätsrat Prof. Dr. Max, Berlin NW. 40, Zelten 10.
 Hoffmann, Dr. Hermann, Assistent, Tübingen, Psychiatrische Klinik.
 Holzmann, Dr. Willi, Nervenarzt, Hamburg, An der Alster 63.
 Höstermann, Professor Dr. G., Leiter der Pflanzenphysiolog. Vers.-Anstalt, Berlin-Dahlem.
 Husfeld, Bernhard, Dipl. Landw. und Saatzuchtinspektor, Berlin-Friedenau, Lauterstr. 16.
 Jollos, Dr. Viktor, Privatdozent, Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie.
 Just, Dr. Günther, Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
 Kappert, Dr. Hans, Sorau N. L., Forschungsinstitut für Bastfasern.
 Kerbert, Dr., Direktor des Zoologischen Gartens, Amsterdam.
 Kießling, Prof. Dr. L., München, Technische Hochschule.
 Klatt, Dr. Berthold, Privatdozent, Hamburg, Zoolog. Museum, Steintorwall.
 Koehler, Dr. Otto, Privatdozent, München, Zoolog. Institut, Neusauserstr. 51.
 Koernicke, Prof. Dr. Max, Bonn a. Rh., Botan. Institut der Landw. Hochschule.
 Kotte, Dr. W., Berlin-Dahlem, Pflanzenphysiol. Institut.
 Kraus, Geh. Rat, Prof. Dr. Friedrich, Berlin NW. 23, Brücken-Allee 7.
 Krieg, Dr. Hans, Privatdozent, Tübingen, Anatomisches Institut
 Kronacher, Prof. Dr. C., Hannover, Tierärztliche Hochschule.
 Kröning, Friedrich, cand. zool., Göttingen, Neustadt 23 II.
 Krüger, Dr. Paul, Privatdozent, Bonn, Zoolog. Institut.
 Krumbach, Prof. Dr. Thilo, Berlin NW. 7, Georgenstr. 34—36.
 Kühle, Direktor, Quedlinburg.
 Kuhn, Otto, cand. zool., Tübingen, Keplerstr. 5.
 Kuhn, Prof. Dr. Ph., Direktor des Hygienischen Inst., Dresden, Technische Hochschule.
 Kühn, Prof. Dr. Alfred, Göttingen, Zoolog. Institut.
 Kupelwieser, Dr. Hans, Gut Kyrnberg in Pyhra b. St. Pölten, Nieder-Österreich.
 Laibach, Dr. F., Privatdozent, Frankfurt a. M., Botanisches Institut.
 Lakon, Dr. G., Privatdozent, Hohenheim b. Stuttgart, Landw. Hochschule.
 Lang, Theo, cand. zool., Tübingen, Zoologisches Institut.
 Laube, Dr. Walter, Saatzuchtleiter, Petkus i. Mark.
 Lebzelter, Dr. Viktor, Wien VI, Schmalzhofgasse 10.
 Lehmann, Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. C., Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landw. Hochschule.
 Lehmann, Prof. Dr. Ernst, Tübingen, Botan. Institut.

- von Lengerken, Dr. Hanns, Privatdozent, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landw. Hochschule.
- Lenz, Dr. Fritz, Privatdozent, Herrsching, Ober-Bayern.
- Levy, Dr. phil. et med. Fritz, Berlin W. 57, Winterfeldstr. 35.
- Lindner, Dr. Erwin, Stuttgart, Naturaliensammlung.
- von Lochow, Dr. F., Saatgutbesitzer, Petkus i. Mark.
- Lohmann, Prof. Dr. H., Hamburg, Zoolog. Museum.
- Löhner, Prof. Dr. med. et phil. Leopold, Graz, Physiologisches Institut.
- Lutz, Dr. Georg, Assistent, Tübingen, Hygienisches Institut.
- Martius, Geh. Medizinalrat Prof. Dr., Rostock, Graf Schackstr. 6a.
- Mathis, Paul, cand., Berlin, Bambergerstr. 2 II.
- Maynar, Prof. Dr. Jesus, Zaragoza (Spanien), Universidad.
- Miehe, Prof. Dr. Hugo, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landw. Hochschule, Botanisches Institut.
- Minden, Geh. Reg.-Rat Dr. Georg, Berlin W. 62, Kleiststr. 1.
- Mjöen, Dr. Jon Alfred, Kristiania (Norwegen), Winderen Laboratorien.
- Modrow, E., Giesen b. Kallies (Pommern).
- Mohr, Prof. Dr. Otto Lous, Kristiania (Norwegen), Anatomisk Institut, Universitetet.
- de Mol, Dr. W. E., Amsterdam, Hortus Botanicus.
- Moser, Dr. Johannes, Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
- Muckermann, Prof. Dr. Hermann, Bonn a. Rh., Hofgartenstr. 9.
- Müller, Hans, cand., Braunschweig, Salzdahlumerstr. 111 I.
- Muth, Prof. Dr. F., Oppenheim a. Rh.
- Nachtsheim, Dr. Hans, Privatdozent, Berlin N. 4, Invalidenstraße 42, Institut für Vererbungsforschung.
- Noack, Dr. Konrad, Privatdozent, Tübingen, Botan. Institut.
- Oehlkers, Dr. Friedrich, Assistent am Gärungsphysiol. Laboratorium der Hochschule Weihenstephan b. Freising.
- Opitz, Prof. Dr. Kurt, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landw. Hochschule.
- Ossenkopp, G., stud. med. et phil., Frankfurt a. M., Mainluftstr. 18.
- Pariser, Dr. Käte, Berlin W. 62, Kurfürstenstr. 59.
- Péterfi, Prof. Dr. T., Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie.
- Peters, Prof. Dr. Wilhelm, Vorstand des Instituts für Psychologie und Pädagogik, Mannheim, Handelshochschule.
- Pflug-Baltersbach, Rittergutsbesitzer, Ottweiler (Saar).
- Plate, Prof. Dr. Ludwig, Jena, Zoolog. Institut.
- Plaut, Dr. Menko, Saatzüchtleiter, Hamersleben bei Oschersleben.
- Ploetz, Dr. Alfred, Herrsching bei München.
- Poll, Prof. Dr. Heinrich, Berlin NW., Hindersinstr. 3.
- Prell, Prof. Dr. Heinrich, Tübingen, Zoolog. Institut.
- von Ranke, Dr. Alexandra, Berlin W. 50, Gaisbergstr. 30 II.
- Raum, Prof. Dr. H., Weihenstephan, Post Freising, Hochsch. f. Landw. u. Brauerei.

- Reichenow, Dr. Eduard, Privatdozent, Hamburg 4, Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten.
- Renner, Prof. Dr. Otto, Jena, Botanisches Institut.
- Rhumbler, Prof. Dr. L., Münden i. H., Forstakademie.
- Roemer, Prof. Dr. Theodor, Halle a. S., Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung.
- Roux, Geh. Rat, Prof. Dr. Wilhelm, Halle a. S., Anatomisches Institut.
- Rüdin, Prof. Dr. Ernst, München, Psychiatrische Klinik.
- von Rümker, Geh. Rat Prof. Dr. K., Emersleben, Kr. Halberstadt.
- Ruppin, Dr. A., Jerusalem (Palästina), Zionist Commission to Palestine.
- Schaxel, Prof. Dr. Julius, Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie, Jena.
- Schellenberg, Dr. A., Berlin N. 4, Zoolog. Museum, Invalidenstr. 43.
- Scheunert, Prof. Dr. Arthur, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landw. Hochschule.
- Schiemann, Dr. Elisabeth, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Institut für Vererbungsforschung.
- Schlör, Dr., Prosektor, Tübingen, Anatomisches Institut.
- Schmieder, Paul, Bez.-Tierzuchtinspekt., Cüstrin-Neustadt, Weinbergstr. 34 III.
- Schneider, Dr. Fritz, Saatzuchtleiter, Klein Wanzleben, Bezirk Magdeburg.
- Schön, Dr. A., Berlin, Adalbertstr. 60.
- Schulz, Prof. Dr. August, Halle a. S., Albrechtstr. 10.
- Schulz, Dr., Prosektor, Heidelberg, Anatomisches Institut.
- Seeliger, Dr. Rudolf, Naumburg a. S., Bismarckstr. 5., Biolog. Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft.
- Seiler, Dr. Jakob, Schlederlohe b. München, Post Wolfratshausen.
- Sessous, Dr. George, Saatzuchtdirektor, Schlanstedt, Bez. Magdeburg.
- Shull, Prof. Dr. G. H., Princeton, N. J. (U. S. A.), University.
- Siemens, Dr. med. Hermann Werner, München, Bavariaring 47.
- Sirks, Dr. M. J., Wageningen (Holland), Berg 55.
- Snell, Dr. Karl, Abteilungsvorsteher, Berlin-Steglitz, Forschungsinstitut für Kartoffelbau.
- Solger, Prof. Dr. F., Berlin N. 39, Reinickendorferstr. 4.
- Sommer, Geh. Med.-Rat Prof. Dr., Gießen.
- Späth, Dr. Hellmut L., Baumschulenbes., Berlin-Baumschulenweg, Späthstr. 1.
- Spemann, Geh. Rat Prof. Dr. H., Freiburg i. Br., Zoolog. Institut.
- Sperlich, Prof. Dr. Ad., Innsbruck-Hötting, Botanisches Institut.
- Stein, Dr. Emmy, Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Institut für Vererbungsforschung.
- von den Steinen, Prof. Dr. Karl, Berlin-Wilmersdorf, Güntzelstr. 66.
- Stieve, Prof. Dr. Hermann, Halle a. S., Anatomisches Institut.
- Stomps, Prof. Dr. Th. I., Amsterdam (Holland), Botan. Garten.
- Stoppel, Dr. Rose, Hamburg, Institut für allgemeine Botanik.
- zur Straßen, Geh. Rat Prof. Dr. Otto, Frankfurt a. M., Zoolog. Institut.

- Strube, Elisabeth, Inhaberin der Firma Fr. Strube, Saatzuchtwissenschaft, Schlanstedt, Bez. Magdeburg.
- Süffert, Dr. F., Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie.
- Tammes, Prof. Dr. Tine, Groningen (Holland).
- Telschow, Ulrich, Schäfererei-Direktor, Berlin-Grunewald, Kunz Buntschuß 12.
- Thilo, Hans Ludwig, Tierzüchter und Hauptmann a. D., Berlin 1. 35. Genthinerstr. 13, Villa A.
- Thoms, Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. H., Berlin-Dahlem, Pharmazeutisches Inst.
- Thost, Dr. R., Verlagsbuchhändler, Berlin W. 35, Schöneberger Ufer 12a.
- Tischler, Prof. Dr. Gustav, Hohenheim i. W., Botanisches Institut.
- Tobler, Prof. Dr. Friedrich, Sorau, N. L., Forschungsinstitut für Bastfasern.
- Toenniessen, Prof. Dr. E., Erlangen, Medizin. Klinik.
- Trojan, Prof. Dr. Emanuel, Prag II, Weinberggasse 3, Zoologisches Institut der Deutschen Universität.
- Tschermak, Prof. Dr. A., Prag VI, Albertov 5.
- Tschermak-Seysenegg, Prof. Dr. Erich, Wien XVIII, Hochschule für Bodenkultur.
- von Ubisch, Dr. Gerta, Heidelberg, Botanisches Institut.
- Verstl, Major a. D., Firma Strube, Schlanstedt Bez. Magdeburg.
- von Voß, Dr. Hermann, Berlin SW. 68, Charlottenstr. 22.
- Wachs, Dr. Horst, Privatdozent, Rostock, Zoolog. Institut.
- Wacker, Prof. Dr. J., Hohenheim b. Stuttgart.
- Wagner, Prof. Dr. Franz, Prag II, Weinberggasse 3, Zoologisches Institut der Deutschen Universität.
- Walther, Prof. Dr. phil. et med. vet., Gießen, Bahnstr. 11.
- Weber, Elisabeth, stud. agr., Nikolassee b. Berlin, Lückhoffstr. 19.
- Weißenberg, Dr. Richard, Privatdozent, Berlin NW. 6, Luisenstr. 56. Anat. Biologisches Institut.
- Weitz, Prof. Dr. Wilhelm, Leiter der Mediz. Poliklinik, Tübingen.
- Werdermann, Dr. Erich, Berlin-Dahlem, Botan. Museum.
- Westenhöfer, Prof. Dr. M., Berlin, Patholog. Museum der Universität.
- von Wettstein, Dr. Fritz, Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Inst. für Biologie.
- Wettstein, Geh. Hofrat Prof. Dr. R., Wien III, Rennweg 14.
- von Wiese und Kaiserswaldau, Saatzuchtl., Kl. Wanzleben, Bez. Magdeburg.
- Winkler, Prof. Dr. Hans, Hamburg 36, Institut für allgemeine Botanik.
- Witschi, Dr. Emil, Privatdozent, Basel, Zoolog. Institut.
- Wittmack, Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. L., Berlin-Lichterfelde, Hobrechtstr. 10.
- Woltereck, Prof. Dr. R., Leipzig, Zoolog. Institut, Talstr. 33.
- Wriedt, Chr., Staatskonsulent, Ski, Norwegen.
- Zade, Prof. Dr., Leipzig, Windmühlenweg 25.
- von Zastrow, K., Major a. D., Charlottenburg, Schillerstr. 51.
- Ziegler, Prof. Dr. H. E., Stuttgart, Ameisenbergstr. 26.

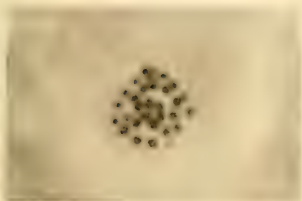




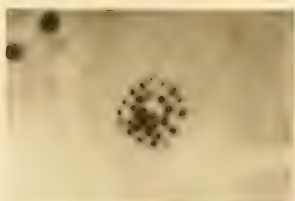
1



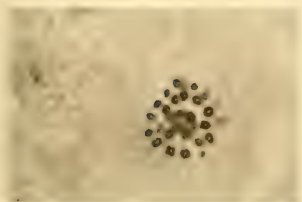
2



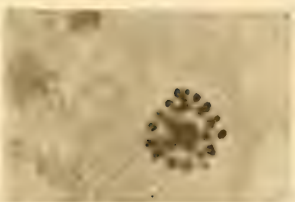
3



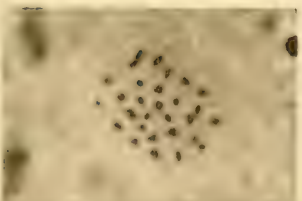
4



5



6



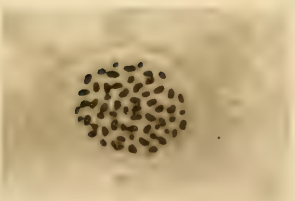
7



8



9



10



Gez. E. Schiemann

Schiemann: Genetische Studien an Gerste II

Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

F. Alverdes-Halle, A. Bluhm-Berlin-Lichterfelde, M. Daiber-Zürich,
H. Kreutz-München, S. Parker-Baltimore, M. Pease-Cambridge,
H. Rasmuson-Hilleshög, M. J. Sirks-Wageningen, F. Süffert-Berlin-
Dahlem, E. Stehn-Bonn

zusammengestellt von

E. Schiemann-Potsdam, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglicher Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

(Abgeschlossen am 17. August 1921.)

I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.

Alverdes, F., 1921. Rassen- und Artbildung. Abhandl. z. theoret. Biol. Heft 9. 118 S. 6 Textf.

Alverdes, F., 1921. Erbllichkeit und Nicht-Erblichkeit. Naturw. Wochenschr. N. F. 20. S. 377—381.

Alverdes, F., 1921. Zum Begriff der Scheinvererbung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 25. S. 164—169. 3 Textf.

Alverdes, F., 1921. Die neuen Towerschen Versuche an *Leptinotarsa* zur Lösung des Artbildungsproblems. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 26. S. 161—174.

Anders, H., 1921. Die entwicklungsmechanische Bedeutung der Doppelbildungen, nebst Untersuchungen über den Einfluß des Zentralnervensystems auf die quergestreifte Muskulatur des Embryo. Arch. Entw.-Mechanik. 47. S. 452—497.

Anderson, H., 1921. The swedish state-institute for race-biological investigation. Swedish nation in word and picture. S. 48—56.

Anonymus, 1918. Citrus hybridization. Journ. Heredity. 9. S. 281.

Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. XXVII.

- Armbruster, L.**, 1921. Neue Urkunden über das älteste Haustier. Naturw. Wochenschr. N. F. **20**. S. 193—197.
- Barrell, J. and others**, 1918. The evolution of the earth and its habitants. New Haven Yale Univ. Press. XIV u. 208 S. 4 Taf.
- Bateson, W.**, 1920. Genetic segregation. Proc. Roy. Soc. London B. **91**. S. 358—368.
- Bauer, J.**, 1921. Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. 2. Aufl. Berlin, Julius Springer. 186 S. 63 Textf.
- Baur, E.**, 1920. Mutationslaere og Darwinisme. Staar Darwins laere for fald? Det nye nord. S. 241—242.
- Baur, E.**, 1921. Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin, Gebr. Borntraeger. 115 S. 8^o. 6 Taf. 11 Textf.
- Bemmelen, J. F. van**, 1921. Das Farbenmuster der mimetischen Schmetterlinge. Zool. Anz. **52**. S. 269—277.
- Bergman, E.**, 1921. The Swedish National-type exhibition 1919. The Swedish Nation in word and picture. S. 81—83.
- Berry, E. W.**, 1920. The ancestors of the sequoias. Nat. Hist. **20**. S. 153 bis 155. 2 Taf.
- Boring, E. G.**, 1920. A priori use of the Gaussian law. Science, N. S. **52**. S. 129—130.
- Bridges, C. B.**, 1919. The developmental stages at which mutations occur in the germ tract. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Medicine. **17**. S. 1—2.
- Broman, J.**, 1920. Das sog. „biogenetische Grundgesetz“ und die moderne Erblchkeitslehre. München und Wiesbaden, J. F. Bergmann. S. 15.
- Broman, J.**, 1921. Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen. München u. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1. u. 2. Aufl. 354 S. 3 Taf. 208 Textf.
- Bühler, K.**, 1921. Der Ursprung des Intellekts. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 144—151.
- Bütschli, O.**, 1921. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 3. Lief. Berlin, Julius Springer. S. 643—931. 270 Textf.
- Caron-Eldingen, v.**, 1919. Physiologische Spaltungen ohne Mendelismus. Dtsch. landw. Presse. S. 515—516. 1 Textf.
- Castle, W. E.**, 1920. The measurement of linkage. The American Naturalist. **54**. S. 264—267.
- Coulter, M. C.**, 1918. Mutationists and selectionists. Bot. Gaz. **66**. S. 463 bis 464.
- Coulter, M. C.**, 1920. Origin of mechanism of heredity. Bot. Gaz. **70**. S. 459—464.
- Dahl, F.**, 1920. Die Tierverbreitungsherde der Erde und die wellenartige Ausbreitung der Tiere. Zool. Anz. **51**. S. 261—269. 4 Fig.
- Davenport, C. B.**, 1920. Annual report of the director of the department of experimental evolution and of the Eugenics Record Office. Year Book No. 19. S. 107—157.
- Demoll, R.**, 1921. Die Vererbbarkeit somatischer Erwerbungen. (Neue Tatsachen zur Beurteilung dieser Frage.) Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 443 bis 451. 2 Taf. 1 Textf.

- Dürken, B.**, 1921. Vergleichende Entwicklungsmechanik. Bemerkungen zum Arbeitsprogramm. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 498—510.
- East, E. M.**, 1917. The behavior of self-sterile plants. Science N. S. **46**. S. 221—222.
- Ellinger, T.**, 1920. Metoder til Analyse af Stamtavler med Hensyn til Indavl og Slaegtskab. Nordisk Jordbrugsforskning. S. 49—66. 3 Textf.
- Ernst, A.**, 1921. Apogamie oder dauernde Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **26**. S. 144—160.
- Feige**, 1921. Über korrelative Variabilität bei Haustieren. Fühlings Landw. Ztg. 70. Jahrg. S. 61.
- Fick, R.**, 1920. Bemerkungen zur „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Anatom. Anzeiger. **53**. S. 475—479.
1921. Fortschritte der Lebensforschung; dargestellt durch deutsche Forscher. Süddeutsche Monatshefte, Aprilheft. 96 S.
- Frankhauser, K.**, 1920. Das Zweckmäßigkeitproblem und das Indifferenzprinzip. Straßburg. J. H. Heitz. VII u. 357 S. gr. 8°.
- Franz, V.**, 1920. Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz. Jena. G. Fischer. VIII u. 138 S. 8°.
- Franz, V.**, 1920. Probiologie und Organisationsstufen. Eine Hypothese und ihre Anwendung auf die Morphologie. Abhandl. z. theoret. Biol. Heft 6. 36 S.
- Frateur, J. L.**, 1917. Over den aard der teleonomie. Bull. Inst. Huisdierkunde Leuven. **16**. 12 S.
- Frets, G. P.**, 1921. Erfelijkheid, correlatie en regressie. Genetica. **3**. S. 1—27. 12 Fig.
- Gager, C. S.**, 1920. Heredity and evolution in plants. Philadelphia. P. Blakeston's Sons & Co. XIII u. 265 S. 113 Fig.
- Gates, R. R.**, 1910. Mutations and Evolution. The New Phytologist. **19**. S. 26—34, 64—88, 132—151, 172—188.
- Goette, A.**, 1921. Die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Berlin und Leipzig. Vereinigung wiss. Verleger. 380 S. 102 Textf.
- Goldschmidt, R.**, 1920. Richard Hertwig und die experimentelle Zoologie. Die Naturwissenschaften. **8**. S. 771—774.
- Goldschmidt, R.**, 1920. Der Mendelismus. In elementarer Darstellung. Berlin. Parey. 77 S. 15 Textf.
- Goldschmidt, R.**, 1921. Vererbungslehre in: Fortschritte der Lebensforschung. Süddtsch. Monatshefte. Aprilheft. S. 13—20.
- Goldschmidt, R.**, 1921. Zur quantitativen Auffassung multipler Allelomorphe. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **26**. S. 285—287.
- Goldschmidt, R.**, 1921. Zur Entwicklungsphysiologie der Intersexualität. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 315—316.
- Haecker, V.**, 1921. Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. Braunschweig. Vieweg & Sohn. XII u. 444 S. 1 Taf. 149 Textf.
- Hagedoorn-LaBrand, A. C. and Hagedoorn, A. L.**, 1917. Parthenogenesis in higher plants. Teysmannia. **27**. S. 643—656. 1 Taf.

- Hagedoorn, A. L. and Hagedoorn-Vorstheuveel la Brand, A. C.**, 1921. The relative value of the processes causing evolution. Nijhoff, The Hague. 294 S. 8°. 20 Textf.
- Harms, W.**, 1921. Das Problem der Geschlechtsumstimmung und die sog. Verjüngung. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 184—189.
- Hart, C.**, 1920. Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Berl. klin. Wochenschr. Jahrg. 57. S. 654—656.
- Hartmann, M.**, 1921. Ergebnisse und Probleme der Protistenkunde. Festschr. der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft. S. 109—117.
- Hensen, V.**, 1921. Der Logos des Vererbungsvorgangs mit mathematischem Anhang von P. Harzer. Pflügers Arch. f. Physiologie. **188**. S. 99—113.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1921. Genetics in Sweden. The Swedish Nation in word and picture. S. 101—105.
- Herriek, C. J.**, 1920. Irreversible differentiation and orthogenesis. Science N. S. **51**. S. 621—625.
- Hertwig, G.**, 1921. Das Sexualitätsproblem. Biol. Centralbl. **41**. S. 49—86.
- Hildebrandt, K.**, 1920. Norm und Entartung des Menschen. Dresden. Sybille-Verlag. 292 S. 8°.
- Hilson, G. R. and Parnell, F. R.**, 1917. A simple method of selfing cotton. Madras Agr. Dept. Yearbook. S. 54—55.
- Hilzheimer, M.**, 1920. Aphoristische Gedanken über einen Zusammenhang zwischen Erdgeschichte, Biologie, Menschheitsgeschichte und Kulturgeschichte. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropologie. **21**. S. 185—208.
- Hofsten, N. v.**, 1920. Modern ärfthighetslära. Stockholm, P. A. Norstedt & Söner. 8°. 60 S.
- Honing, J. A.**, 1920. Erfelijheidsleer zonder evolutie-theorieën (Antrittsvorlesung). Wageningen, H. Veenman. 16 S. gr. 8°.
- Humphrey, S. K.**, 1920. The Racial Prospect. New York, Charles Scribner's Sons. 261 S.
- Jeffrey, E. C.**, 1918. Evolution by hybridization. Mem. Brooklyn Bot. Gard. **1**. S. 298—305.
- Jordan, H. J.**, 1921. Instinct en „fremddienliche Zweckmäßigkeit“. Genetica. **3**. S. 50—62.
- Kalis, K. P.**, 1921. De berekening der correlatiecoefficient. Arch. Rubbercultuur Nederl. Indie. **5**. S. 199—203.
- Kezer, A. and Boyack, B.**, 1918. Mendelian inheritance in wheat and barley crosses with probable error studies on class frequencies. Colorado Agric. Exp. St. Bull. 249. 139 S. 9 Taf. 10 Textf.
- Kidd, Walter**, 1920. Initiative in Evolution. London. Witherby. X u. 262 S. 8°. 80 Textf.
- Klaatsch, H.**, 1920. Der Werdegang der Menschheit und die Entstehung der Kultur. Nach dem Tode des Verf. herausgegeben von A. Heilborn. Deutsches Verlagshaus Bong. 386 S. 14 Taf. 317 Textf.
- Klähn, H.**, 1920. Der Wert der Variationsstatistik für die Paläontologie. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. **22**. S. 7—224 (1—218).
- Kristoffersson, K. B.**, 1920. On icke mendlande nedärvning. Nordisk Jordbrugsforskning. **2**. S. 273—282.

- Kronacher, C.**, 1920. Allgemeine Tierzucht. II. Abt. (Fortpflanzung Variation und Selektion — Vererbung). Berlin: Parey. 203 S. gr. 8^o. 1 Taf. 48 Textf.
- Lakon, G.**, 1921. Goethes physiologische Erklärung der Pflanzenmetamorphose als moderne Hypothese von dem Einfluß der Ernährung auf Entwicklung und Gestaltung der Pflanze. Beih. Bot. Centralbl. I. Abt. **38**. S. 158—181.
- Larsson, R.**, 1921. The Mendelian Society in Lund and its Periodical. Hereditas. The Swedish Nation in word and picture. S. 127—128.
- Laughlin, H. H.**, 1920. Calculating ancestral influence in man: a mathematical measure of the facts of bisexual heredity. Genetics. **5**. S. 435 bis 458. 2 Taf. 1 Textf.
- Laughlin, H. H.**, 1920. An abacus for illustrating the structure and mathematics of the human germ-plasm. Journ. of Heredity. **11**. S. 185 bis 189. 1 Textf.
- Lehmann, E.**, 1921. Experimentelle Abstammungs- und Vererbungslehre. Aus Natur und Geisteswelt Nr. 379. 2. Aufl. Leipzig und Berlin. Teubner. 122 S. 27 Textf.
- Lenz, F.**, 1921. Über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen mit Bemerkungen zur Psychologie und Erkenntnistheorie der biologischen Forschung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **25**. S. 222—231.
- Lenz, F.**, 1920. Oskar Hertwigs Angriff gegen den „Darwinismus“ und die Rassenhygiene. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **13**. S. 194—203.
- Lenz, F.**, 1921. Kann eine quantitative Fluktuation von Erbfaktoren von wesentlicher Bedeutung für die Artbildung sein? Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **25**. S. 169—175.
- Lewin, K.**, 1920. Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume. Abhandl. z. theor. Biol. Heft 5. Berlin, Borntraeger.
- Lindhard, E.**, 1920. Fejlberregning og Variationsstatistik med searlig Henblik paa Dyrkningsforsøge. Nordisk Jordbrugsforskning. **2**. S. 283—291.
- Little, C. C.**, 1921. Report of the Committee on genetic form and nomenclature. Am. Naturalist. **55**. S. 175—178.
- Loeb, L.**, 1921. Transplantation and individuality. Biol. Bull. **40**.
- Lubosch, W.**, 1920. Das Problem der tierischen Genealogie. Nebst einer Erörterung des genealogischen Zusammenhanges der Steinheimer Schnecken. Arch. mikr. Anat. **94**. S. 459—499. 3 Textf.
- Macbride, E. W.**, 1921. The Inheritance of acquired characters. Science Progress. **15**. S. 393—405.
- Matthew, W. D.**, 1920. Social evolution: A paleontologist's viewpoint. Nat. Hist. **20**. S. 374—377.
- Matthew, W. D.**, 1920. The proofs of the evolution of man. Nat. Hist. **20**. S. 574—575.
- Maurer, F.**, 1920. Ernst Haeckel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. **22**. S. 225 bis 250. 1 Bild.
- McEvoy, L. D.**, 1920. Heredity. New York Med. Jour. **111**. S. 375—376.
- McEvoy, L. D.**, 1920. Heredity: mechanisms of balance. New York Med. Jour. **111**. S. 858—860.

- McEvoy, L. D.**, 1920. Heredity. New York Med. Jour. **112**. S. 628—632.
- Meffert, F.**, 1921. Ernst Haeckel, der Darwinist und Freidenker. München-Gladbach. Volksvereins-Verlag. 254 S. gr. 8°.
- Metz, C. W.**, 1920. The arrangement of the genes in *Drosophila virilis*. Proc. Nat. Acad. Sci. **6**. S. 164—166.
- Meyer, A.**, 1921. Über phylogenetische Ableitung. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 376—377.
- Michael, Ellis L.**, 1920. Concerning application of the probable error in cases of extremely asymmetrical frequency curves. Science, N. S. **51**. S. 89—91.
- Miller, Gerrit S.**, 1920. Problem of man's ancestry. Amer. Jour. of Physical Anthropology. **3**. S. 213—245. 3 Textf.
- Miyake, C.**, 1916. The experimental error in field trials and the effect on the error of various method of sampling. Berichte des Ohara Inst. f. landw. Forsch. **1**. S. 111—121. 2 Textf.
- Mol, W. E. de**, 1920. Nieuwe banen voor het winnen van waardevolle variëteiten van bolgewassen. Weekblad voor bloembollencultuur. **31** Nr. 37, 41, 44—48). 36 S.
- Mollison, T.**, 1921. Die Abstammung des Menschen. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 128—140. 10 Textf.
- Morgan, T. H.**, 1920. Study of the constitution of the germ-plasm in relation to heredity. Year Book No. 19 Carneg. Inst. Washington. S. 329—331.
- Morgan, T. H.**, 1917. The theory of the gene. Am. Naturalist. **51**. S. 513 bis 544. 12 Textf.
- Morgan, T. H., Sturtevant, A. H. and Bridges, C. B.**, 1920. The evidence for the linear order of the genes. Proc. Nat. Acad. Sci. **6**. S. 162—164.
- Nachtsheim, H.**, 1921. Die Geschlechtsbestimmung bei den Mottenläusen. Nat. Wochenschr. N. F. **20**. S. 90—92.
- Nakahara, W.**, 1920. Side-to-side versus end-to-end conjugation of chromosomes in relation to crossing over. Science, N. S. **52**. S. 82—84.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1921. Some remarks on the work of the Swedish Genetic Institute in Akarp. The Swedish Nation in word and picture. S. 105 bis 108.
- Parker, A. S.**, 1921. Sex Heredity. Science Progress. **15**. S. 590—600.
- Pearson, K.**, 1920. Notes on the history of correlation. Biometrika. **13**. S. 25—46.
- Pearson, K. and Young, A. W.**, 1918. On the product-moments of various orders of the normal correlation surface of two variables. Biometrika. **12**. S. 86—92.
- Peter, K.**, 1920. Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Berlin, Julius Springer. 323 S. 55 Textf.
- Peter, W.**, 1921. Einige Bemerkungen zu dem Aufsatz von H. Fischer „Orthogenesis, Mutation, Auslese“. Nat. Wochenschr. N. F. **20**. S. 47—48.
- Péterfi, T.**, 1921. Der jetzige Stand der Lehre vom Mechanismus der Geschlechtsvererbung. Dtsch. Med. Wochenschr. **47**. S. 682—684.

- Petersen, Chr.**, 1921. Das Quotientengesetz. Eine biologisch-statistische Untersuchung. Kopenhagen, B. Luno. S. 1—119. 2 Taf. 10 Textf.
- Petersen, H.**, 1920. Vorgänge und Zustände und ihre Ableitung auseinander. Die Naturwissenschaften. 8. S. 943—948.
- Pézard, A.**, 1920. Secondary sexual characteristics and endocrinology. *Endocrinology*. 4.
- Philipschenko, J.**, 1919. L'expression de la loi de Mendel au point de vue de la structure génotypique. *Bull. Acad. Sciences de Russie*. S. 1—10.
- Prell, H.**, 1921. Die Grundtypen der gesetzmäßigen Vererbung. *Naturw. Wochenschrift*. N. F. 20. S. 289—297. 4 Textf.
- Prell, H.**, 1921. Reine Kette, Genospezies und Stirps. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* 26. S. 287—294.
- Przibram, H.**, 1920. Het ontstoon, de inrichting en de werking van het in het Weense vivarium ondergebrachte instituut voor biologisch onderzoek. *Genetica*. 2. S. 405—450.
- Rauther, M.**, 1921. Descendenzprobleme, erörtert am Fall der Steinheimer Planorben. *Naturw. Wochenschrift*. N. F. 20. S. 145—152. 3 Textf.
- Reed, L. J.**, 1920. The mathematics of biometry. *Amer. Mathematical Monthly*. 27. S. 409—411.
- Ritter, G.**, 1919. Der allgemeine und spezielle phänologische Einfluß des Meeres. *Beih. Bot. Centralbl. Abt. 1*. 36. S. 78—132.
- Roberts, H. F.**, 1919. A demonstration of the coefficient of correlation, for elementary students of plant breeding. *School Science a. Mathematics*. S. 619—628.
- Roberts, H. F.**, 1919. A practical method for demonstrating the error of mean square. *School Science a. Mathematics*. 1919. 15 S. (Separ.)
- Roberts, H. F.**, 1919. An improved colorimeter for color inheritance study. *The plant world*. 22. S. 262—269.
- Roberts, H. F.**, 1919. A Darwinian Statement of the Mendelian Theory. *Nature*.
- Roberts, H. F.**, 1919. The founders of the art of breeding. I. II. III. IV. *Journ. Heredity*. 10. S. 99—106, 147—152, 229—239, 257—270. 4 Textf.
- Romeis, B.**, 1921. Über experimentelle Umstimmung des Geschlechtes in: Fortschritte der Lebensforschung. Süddtsch. Monatshefte, Aprilheft. S. 33—38.
- Rosenberg, O.**, 1921. Genetic Cytology in Sweden. The Swedish Nation in word and picture. S. 109—112.
- Saunders, E. R.**, 1920. Heredity. *Sci. Monthly*. 11. S. 435—440.
- Saunders, E. R.**, 1920. Our conceptions of the processes of heredity. *Nature*. 106. S. 224—227, 255—258.
- Schaxel, J.**, 1921. Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. *Dtsch. mediz. Wochenschrift*. Nr. 19.
- Schultz, J.**, 1920. Die Grundfaktionen der Biologie. *Abhandl. z. theoret. Biol.* Heft 7. 74 S.
- Semon, R.**, 1921. Die Mneme. 4. und 5. Aufl. Leipzig, Engelmann.
- Siemens, H. W.**, 1921. Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungspathologie. Berlin, Julius Springer. 229 S. 80 Textf.

- Smith, K., 1918. On the standard deviations of adjusted and interpolated values of an observed polynomial function and its constants and the guidance they give towards a proper choice of the distribution of observations. *Biometrika*. **12**. S. 1—85. 9 diagr.
- Soergel, W., 1921. Die Abstammung des Menschen in: Fortschritte der Lebensforschung. Süddtsch. Monatshefte, Aprilheft. S. 21—33.
- Steinmann, G., 1921. Die Herkunft des Menschengeschlechts. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 121—128. 1 Textf.
- Stieve, H., 1921. Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzweischzellen. Eine Kritik der Steinachschen „Pubertäts-Drüsenlehre“. *Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch.* **23**. S. 1—249.
- Study, E., 1921. Für Darwin. Ein Wort zu O. Hertwigs „Werden der Organismen“. (Aus Anlaß der 2. Aufl.) Die Naturwissenschaften. **9**. S. 253—254.
- Tendeloo, N. Ph., 1921. Konstellationspathologie und Erblichkeit. Berlin, Julius Springer. 32 S.
- Thellung, A., 1921. Notiz zu dem Aufsatz von F. Weber: Phyletische Potenz. *Naturw. Wochenschr. N. F.* **20**. S. 176.
- Thomson, J. A., 1918. On sexual selection. *Scientia*. **24**. S. 22—32.
- Trelease, W., 1917. Naming American hybrid oaks. *Science*. **46**. S. 244.
- Trelease, W., 1920. The survival of the unlike. *Science, N. S.* **51**. S. 599 bis 605.
- Uexküll, J. v., 1920. Theoretische Biologie. Berlin, Gebr. Paetel. 260 S. 8^o. 1 Taf.
- Vavilov, N. J., 1920. The law of homologous series in variation. An adress given at the 3^d All Russian Conference on plant-breeding in Saratow (russ.). 16 S.
- Veit, O., 1920. Studien zur Theorie der vergleichenden Anatomie. (Die Rolle der Ontogenie in der Phylogenie.) *Arch. Entw.-Mech* **47**. S. 76—94.
- Voit, M., 1921. Der Mensch als primitive Tierform. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 140—144.
- Wachs, H., 1920. Entwicklung, ihre Ursachen und deren Gestaltung. Th. Fisher, Freiburg i. B. 25 S.
- Waller, A. E., 1917. Xenia and other influences following fertilization. *Ohio Journ. Sc.* **17**. S. 273—284.
- Wilson, J., 1916. A manual of Mendelism. A. and C. Blatk, London. 8 u. 182 S. 8 Textf.
- Winge, Ö., 1921. Ad. R. Walthers Kritik von Johs. Schmidts Arbeiten über die Vererbung quantitativer Eigenschaften. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs.* **26**. S. 294—298.
- Wolff, K., 1921. Vererbungsphilosophie und Vererbungsbiologie. *Neue Weltanschauung*. **10**. S. 144—149.
- Woods, F. A., 1920. The meaning of continuous variation in color. *Journ. of Heredity*. **11**. S. 84—86.
- Zade, A., 1921. Werdegang und Züchtungsgrundlagen der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Aus *Natur u. Geisteswelt*. 766. Bd. Teubner, Leipzig u. Berlin. 104 S. 30 Textf.

II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Bastardierung, Variabilität und Artbildung.

a) Pflanzen.

- Åkerman, Å.**, 1921. Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *Epilobium montanum*. *Hereditas*. **2**. S. 99—112. 8 Textf.
- Anthony, R. D.**, 1920. Asexual inheritance in the violet. *New York Agr. Exp. St. Bull.* **76**. S. 3—55.
- Atkinson, G. F.**, 1917. Twin hybrids from *Oenothera Lamarckiana* and *Oe. franciscana* when crossed with *Oe. pycnocarpa*. *Science*. **46**. S. 222.
- Babcock, E. B.** u. **Collins, J. L.**, 1920. Interspecific hybrids in *Crepis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6**. S. 670—673.
- Barker, E. E.**, 1917. Heredity studies in the morning glory (*Ipomoea purpurea*). *New York Cornell Agric. Exp. St. Bull.* **392**. 38 S. 3 Taf.
- Barrus, M. F.**, 1918. Varietal susceptibility of beans to strains of *Colletotrichum Lindemuthianum* (Sacc. a. Magn.) B + C. *Phytopath.* **8**. S. 589—614. 5 Taf.
- Bateson, W.**, 1921. Root Cuttings and Chimaeras II. *Journ. of Genetics*. **11**. S. 91—97. 2 Taf.
- Becker, J.**, 1920. Xenien zwischen Melonen und Gurken. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **7**. Heft 4. S. 362.
- Biseet, P.**, 1918. Prolification in a double-flowered form of *Calendula officinalis*. *Journ. Heredity*. **9**. S. 323—325. 2 Textf.
- Blakeslee, A. F.**, 1921. A graft infectious disease of *Datura*, resembling a vegetative mutation. *Journ. of Genetics*. **11**. S. 17—36. 3 Taf.
- Blakeslee, A. F.**, 1921. A chemical method of distinguishing genetic types of yellow cones in *Rudbeckia*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **25**. S. 211—221.
- Blakeslee, A. F.**, 1920. A dwarf mutation in *Portulaca*, showing vegetative reversions. *Genetics*. **5**. 419—433.
- Blakeslee, A. F.**, 1920. Mutations in mucors. *Journ. of Heredity*. **11**. S. 278—284. 3 Textf.
- Blakeslee, A. F., Belling, J.** and **Farnham, M. E.**, 1920. Chromosomal duplication and Mendelian phenomena in *Datura* mutants. *Science*, N. S. **52**. S. 388—390.
- Blaringham, L.**, 1918. Les complexes végétaux et leurs disjonctions par la vieillesse (*Cytisus Adami*). *Ann. Inst. Pasteur*. **32**, S. 60—70.
- Blaringham, L.**, 1921. Variations de la forme des feuilles, corrélatives de la sexualité, observées sur des *Genévriers* (*Juniperus chinensis* L., *J. phoenicea* L.). *C. R. Soc. Biologie*. **84**. S. 500—502.
- Bliss, A. T.**, 1920. Mendelian Characters in Bearded Irises. *Journ. Roy. Horticult. Society*. **45**. S. 289—293. 6 Taf.
- Brown, T. W.**, 1918. Orange-like fruit from a lemon tree. *Journ. Heredity*. **9**. S. 308—310. 3 Textf.
- Burger, C. F.**, 1917. Variations in *Colletotrichum gloeosporoidis*. *Phytopath.* **7**. S. 151.

- Burgeff, H.**, 1921. Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen. **38.** S. 318 bis 327. 1 Textf.
- Chamberlain, C. J.**, 1920. Grouping and mutation in *Botrychium*. *Bot. Gaz.* **70.** S. 387—390. 11 Textf.
- Cobb, F. and Bartlett, H. H.**, 1918. Purple budspot on pale-flowered lilac (*Syringa persica*). *Bot. Gaz.* **65.** S. 560—562. 1 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1918. New forms of red sunflowers. *Gard. Chron.* **64.** S. 186.
- Collins, G. N.**, 1921. Dominance and the vigor of first generation hybrids. *Am. Naturalist.* **55.** S. 116—133.
- Collins, G. N.**, 1918. New place effect in maize. *Journ. Agric. Res.* **12.** S. 231—243.
- Collins, G. N.**, 1917. Hybrids in *Zea tunicata* and *Z. ramosa*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* **3.** S. 345—349.
- Collins, G. N. and Kempton, J. H.**, 1920. Heritable characters of maize I. Lineate leaves. *Journ. of Heredity.* **11.** S. 3—6. 1 Textf.
- Collins, G. N. and Kempton, J. H.**, 1920. A teosinte-maize hybrid. *Journ. of Agr. Res.* **19.** S. 1—39.
- Collins, J. L.**, 1920. Inbreeding and crossbreeding in *Crepis capillaris* Wallr. *Univ. California publ. agric. sciences.* **2.** S. 205—216.
- Connors, C. H.**, 1920. Some notes on the inheritance of unit characters in the peach. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* **16.** S. 24—36.
- Correns, C.**, 1921. Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. *Hereditas.* **2.** S. 1—24. 5 Textf.
- Correns, C.**, 1921. Zahlen- und Geschlechtsverhältnisse bei einigen heterostylen Pflanzen. *Biol. Ctbl.* **41.** S. 97—109.
- Correns, C.**, 1921. Der Einfluß des Alterns der Keimzellen auf das Zahlenverhältnis spaltender Bastarde. *Die Naturwissenschaften.* **9.** S. 313 bis 315.
- Correns, C.**, 1921. Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. *Sitzber. Akad. Wiss. Berlin.* S. 330—354.
- Dahlgren, K. V. O.**, 1921. Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. *Hereditas.* **2.** S. 88—98. 6 Textf.
- Detjen, F. A.**, 1920. A mutating blackberry-dewberry hybrid. *Journ. Heredity.* **11.** S. 92—94. 4 Textf.
- East, E. M. and Jones, D. F.**, 1920. Genetic studies on the protein content in maize. *Genetics.* **5.** S. 543—610. 8 Textf.
- Edgerton, C. W.**, 1918. A study of wilt resistance in the seed—bed. *Phytopathology.* **8.** S. 5—14. 4 Textf.
- Emboby, G. C.**, 1918. Artificial hybrids between pike and pickerel. *Journ. Heredity.* **9.** S. 253—256. 2 Textf.
- Emerson, R. A.**, 1920. Hereditary characters of maize. II. Pistillate flowered maize plants. *Journ. Heredity.* **11.** S. 65—72. 8 Textf.
- Engledow, F. L.**, 1920. The inheritance of glume length and grain length in a wheat cross. *Journ. Genetics.* **10.** S. 109—134. 1 Textf.

- Engledow, F. L., 1920. Inheritance in Barley. Journ. Genetics. **10**. S. 93 bis 108. 3 Textf.
- Engledow, F. L., 1921. Inheritance in Barley. II. Journ. Agr. Science. **11**. S. 159—196. 1 Taf. 5 Textf.
- Ernst, A., 1921. Die Nachkommenschaft aus amphimiktisch und apogam entstandenen Sporen von *Chara crinita*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **25**, S. 185—197.
- Eyster, W. H., 1920. Heritable characters of maize. VI. Zigzag culms. Journ. Heredity. **11**. S. 349—358. 9 Textf.
- Firbas, H., 1920. Über die Erzeugung von Weizen-Roggen-Bastardierungen. Zeitschr. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 249—282.
- Fischer, E., 1920. Die Vererbung der Empfänglichkeit von Sorbus-Arten für die Gymnosporangien. Atti d. soc. elvet. scienz. natur. Lugano 100. Congress. Parte IIa. Aarau. S. 112—113.
- Folsom, D., 1918. The influence of certain environmental conditions, especially water supply, upon form and structure of *Ranunculus*. Physiol. Res. **2**. S. 209—276. 24 Textf.
- Frimmel, F., 1920. Über einen Versuch der Züchtung schwarzer Farbtöne an der Gartenprimel. Zeitschr. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 346—356.
- Frimmel, F., 1920. Notiz über Dominanzverhältnisse bei Fuchsienbastarden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. 279—281.
- Gernert, W. B., 1917. Aphis immunity to teosinte-corn hybrids. Science. **46**. S. 390—392.
- Geysenheyner, L., 1919. Über eine monströse *Linaria vulgaris*. Ber. Dtsch. bot. Ges. **37**. S. 479—484.
- Graevenitz, L. v., † 1921. Kartoffelkreuzungen. Landw. Jahrbücher. **55**. S. 753—815. 10 Textf. 33 Tab.
- Graf, J., 1919. Eine abnorme Blütenbildung bei *Linaria vulgaris* (Ergänzung der Arbeit des Herrn L. Geysenheyner). Ber. Dtsch. bot. Ges. **37**. S. 485—488. 1 Taf.
- Grantham, A. E., 1917. The relation of cob to other ear characters in corn. Journ. Amer. Soc. Agron. **9**. S. 201—207. 1 Textf.
- Green, S. N. und Humbert, J. G., 1918. Disease resistant varieties of tomatoes. Monthly Bull. Ohio Agr. Exp. St. **3**. S. 43—48. 3 Textf.
- Grier, N. M., 1917. Sexual dimorphism and variation in *Ginkgo biloba*. Torreyia. **17**. S. 225.
- Hammarlund, C., 1921. Über die Vererbung anormaler Ähren bei *Plantago major*. Hereditas. **2**. S. 113—142. 7 Textf.
- Harlan, H. V. and Hayes, H. K., 1920. Occurrence of the fixed intermediate, *Hordeum intermedium haxtoni* in crosses between *Hordeum vulgare pallidum* and *Hordeum distichon palmella*. Journ. Agric. Research. **19**. S. 575—591. 4 Textf.
- Harland, S. C., 1917. On the inheritance of the number of teeth in the bracts of *Gossypium*. West Indian Bull. **16**. S. 111—120. 4 Textf.
- Harland, S. C., 1920. Inheritance of certain characters in the cowpea (*Vigna sinensis*). II. Journ. Genetics. **10**. S. 193—206.
- Harland, S. C., 1920. Inheritance in *Dolichos lablab* L. Part I. Journ. Genetics. **10**. S. 219—226.

- Harland, S. C.**, 1920. Inheritance in *Ricinus communis*, L. Part I. Journ. Genetics. **10**. S. 207—218.
- Harper, R. A.**, 1920. Inheritance of sugar and starch characters in corn. Bull. Torrey Club. **47**. S. 137—186. 3 Taf.
- Hayes, H. K.**, 1920. Inheritance of the length of internode in the rachis of the barley spike. U. S. Dept. Agr. Bull. **869**. S. 1—26. 2 Taf.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1920. Kritische Betrachtungen und faktorielle Erklärung der laeta-velutina-Spaltung bei *Oenothera*. (With an English Summary.) Hereditas. **1**. S. 312—342. 3 Textf.
- Honing, J. A.**, 1920. Kruisingsproeven met Deli-Tabak. Mededeel. Deli-proefstation Medan. Tweede Serie No. X. S. 1—41. 4 Taf.
- Hutcheson, T. B. and Wolfe, T. K.**, 1917. The effect of hybridization in maturity and yield in corn. Virginia Agr. Exp. St. Tech. Bull. **18**. S. 161—170.
- Jackson, S.**, 1918. „Rogues“ among potatoes. Gard. Chron. **64**. S. 210.
- Jackson, S. and Sutton, A. W.**, 1918. „Rogues“ among potatoes. Gard. Chron. **64**. S. 162—163.
- Jagger, J. C.**, 1921. A transmissible mosaic disease of lettuce. Journ. of agr. Research. **20**. S. 737—740. 1 Taf.
- Jones, L. R.**, 1918. Disease resistance in cabbage. Proc. Nat. Ac. S. U. S. A. **4**. S. 42—46.
- Jones, D. F.**, 1920. Heritable characters of maize IV. A lethal factor — defective seeds. Journ. Heredity. **11**. S. 160—167. 7 Textf.
- Kajanus, B.**, 1921. Zur Genetic des Chlorophylls von *Fustuca elatior* L. Botaniska Notiser. S. 131—137.
- Kappert, H.**, 1920. Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte — runzlige Samenoberfläche bei der Erbse. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. S. 185—210. 6 Textf.
- Kelly, J. P.**, 1920. A genetical study of flower form and flower color in *Phlox Drummondii*. Genetics. **5**. S. 189—248. 2 Taf. 15 Textf.
- Kempton, J. H.**, 1920. Heritable characters of maize. V. Adherence. Journ. Heredity. **11**. S. 317—322. 4 Textf.
- Kempton, J. H.**, 1920. Heritable characters of maize. III. Brachytic culms. Journ. Heredity. **11**. S. 111—115. 3 Textf.
- Kilian, K.**, 1921. Über die Ursachen einer Spezialisierung bei den Askomyceten. I. Die Monilia der Kirschen. Ctbl. Bakt. u. Paraskd. II. Abt. **53**. S. 560—597. 1 Taf. 2 Text.
- Kleine, R.**, 1920. Bemerkungen über die Variation der Kartoffelpflanze. Der Kartoffelbau. **4**. Nr. 16/17.
- Kooiman, H. N.**, 1920. Over de erfelijkheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris*. Dissertatie Utrecht. Bussum, C. A. J. v. Wishoek, 1920. 97 S. gr. 8°. 1 Taf.
- Kristoffersson, K. B.**, 1921. Undersökning af F_1 och F_2 -generationerna af en spontan bastard snellan hvitkål och grönkål (mit deutschem Resümee). Sveriges Utsädesförenings tidskrift. **31**. S. 31—52. 8 Textf.

- Lakon, G., 1921. Die Weißbrandpanaschierung von *Acer Negundo* L. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **26**. S. 271—284. 8 Textf.
- Leake, H. and Pershad, B. R., 1920. A preliminary note on the flower colour and associated characters of the Opium Poppy. Journ. Genetics. **10**. S. 1—20. 1 Taf.
- Leighly, C. E., 1920. Natural wheat-rye hybrids of 1918. Journ. Heredity. **11**. S. 129—136. 4 Textf.
- Lenz, F., 1921. Über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen mit Bemerkungen zur Psychologie und Erkenntnistheorie der biologischen Forschung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **25**. S. 222—231.
- Lieske, R., 1920. Pfropfversuche. Ber. Dtsch. bot. Ges. **38**. S. 353—361.
- Lindstrom, E. W., 1921. Concerning the inheritance of green and yellow pigments in maize seedlings. Genetics. **6**. S. 91—110.
- Lindstrom, E. W., 1920. Chlorophyll factors of maize. Journ. Heredity. **11**. S. 269—277. 3 Textf.
- Lotsy, J. P., 1920. *Oenothera*-proeven in 1919 (vervolg en slot). Genetics **2**. S. 385—399. 3 Textf.
- Mann, H. H., 1929. Variation in the flower of *Jasminum malabaricum*. Journ. of the Linnean Society. **45** (Botany). S. 155—158. 6 Taf.
- Meunissier, H., 1920. Observations faites à Verrières par Philippe de Vilmorin sur le caractère „Hile noir“ chez le pois. Journ. Genetics. **10**. S. 53—60.
- Miyazawa, B., 1921. Studies in the inheritance in the Japanese convolvulus II. Journ. Genetics. **11**. S. 1—17. 1 Taf.
- Mol, W. E. de, 1921. De l'existence des variétés hétéroplodes de l'*Hya-cinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Inaug.-Diss. Zürich. 100 S. 13 Taf.
- Ness, H., 1920. Experiences in plant hybridization. Proc. Am. Soc. Hortie. Sci. **16**. S. 52—60.
- Ness, H., 1918. Hybrids of the live oak and overcup oak. Journ. Heredity. **9**. S. 263—268. 3 Textf.
- Nilsson-Ehle, H., 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen (With an English Summary). Hereditas. **1**. S. 277—311. 2 Textf.
- Nilsson-Ehle, H., 1921. Über mutmaßliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen III). Hereditas. **2**. S. 25—76.
- Oberstein, O., 1921. Über Verlustmutationen bei lilablühenden Kartoffelsorten. Zeitschr. f. Kartoffelbau. **1**. S. 43—44.
- Oberstein, O., 1921. Über Knospenvariationen bei Kartoffelblüten. Der Kartoffelbau. **5**, Nr. 1.
- Oehlkers, F., 1921. Vererbungsversuche an *Oenotheren*. I. *Oenothera Cocke-relli* Bartlett und ihre Kreuzungen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **26**. S. 1—31. 7 Textf.
- Parker, J. H., 1920. A preliminary study of the inheritance of rust resistance in oats. Journ. Am. Soc. Agron. **12**. S. 23—38.

- Peltier, G. L.**, 1918. Susceptibility and resistance to citrus-canker of the wild relatives, citrus fruits and hybrids of the genus *Citrus*. Journ. Agr. Research. **14**. S. 337—358.
- Peltier, G. L. and Frederich, W. J.**, 1920. Relative susceptibility to Citrus-cankers of different species and hybrids of the genus *Citrus*, including the wild relatives. Journ. Agr. Research. **19**. S. 339—362. Taf. 12.
- Pennypacker, J. Y.**, 1920. Observations on the beach plum: a study in plant variation. Contrib. Bot. Lab. Univ. Penn. **4**. S. 231—270. Taf. 5.
- Rasmuson, H.**, 1920. Die Hauptergebnisse von einigen genetischen Versuchen mit verschiedenen Formen von *Tropaeolum*, *Clarkia* und *Impatiens*. (Vorläufige Mitteilung.) Hereditas. **1**. S. 270—276.
- Rasmuson, H.**, 1921. Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia*-Arten und ihrer Bastarde. Hereditas. **2**. S. 143—289. 1 Taf. 29 Textf.
- Raum, H.**, 1921. Weißblühender Rotklee eine „umschlagende Sippe“? Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**, S. 73—79.
- Reddick, D. and Steward, V. B.**, 1918. Varieties of beans susceptible to mosaic. Phytopathology. **88**. S. 530.
- Reddick, D. and Stewart, V. B.**, 1919. Additional varieties of beans susceptible to mosaic. Phytopathology. **9**. S. 149.
- Renner, O. und Kupper, W.**, 1921. Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*. Ber. Dtsch. bot. Ges. **39**. S. 201—206.
- Richardson, C. W.**, 1920. Some notes on *Fragaria*. Journ. Genetics. **10**. S. 39—46. 2 Textf.
- Roberts, H. F.**, 1919. Yellow berry in hard winter wheat. Journ. Agr. Research. **18**. S. 155—169.
- Roberts, H. F.**, 1920. The relation of protein content to variety types in American wheat. Journ. Agr. Science. **10**. S. 121—134.
- Saunders, E. R.**, 1920. Multiple allelomorphs and limiting factors in inheritance in the Stock (*Matthiola incana*). Journ. Genetics. **10**. S. 149 bis 178. 2 Taf. 3 Textf.
- Schiemann, E.**, 1921. Fremd- und Selbstbefruchtung bei Bohnen nach Ausleseversuchen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **25**. S. 232—251.
- Schiemann, E.**, 1921. Genetische Studien an Gerste. I. Zur Frage der Brüchigkeit der Gerste. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **26**. S. 109—143.
- Setchell, W. A., Goodspeed, T. H. and Clausen, R. E.**, 1921. A preliminary note on the results of crossing certain varieties of *Nicotiana Tabacum*. Proc. Nat. Ac. Sciences U. S. A. **7**. S. 50—56.
- Shamel, A. D.**, 1920. Origin of a grapefruit variety having pink colored fruits. Journ. Heredity. **11**. S. 156—159. 4 Textf.
- Shamel, A. D.**, 1918. A dry blood-orange strain. Journ. Heredity. **9**. S. 174—177.
- Shamel, A. D.**, 1918. Striking orange bud variations. Journ. Heredity. **9**. S. 189—191.
- Shamel, A. D. and Pomeroy, C. S.**, 1918. A fruiting orange thorn. Journ. Heredity. **9**. S. 315—318.

- Shull, G. H., 1920. A third duplication of genetic factors in shepherd's purse. *Science*, N. S. **51**. S. 596.
- Stout, A. B., 1918. Experimental studies of self-incompatibilities in fertilization. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **15**. S. 51—54.
- Stout, A., 1920. Further experimental studies on self-incompatibility in hermaphrodit plants. *Journ. Genetics*. **9**. S. 85—130. 2 Taf.
- Stout, A. B., 1918. Duplication and cohesion in the main axis in *Cichorium Intybus*. *Mem. Brooklyn Bot. Gard.* **1**. S. 480—485.
- Sutton, A. W., 1918. „Rogues“ among potatoes. *Gard. Chron.* **64**. S. 142.
- Sylvén, N., 1920. Om själv- och korsbefruktning hos rapsen. *Sveriges Utsädesförenings tidskrift*. **30**. S. 225. 11 Textf.
- Taylor, G. M., 1918. Bud variation in potatoes. *Gard. Chron.* **64**. S. 229.
- Tjebbes, K. en Kooiman, H. N., 1921. Erfelykheids ondeerzoekingen by boonen. IV. Over den strepingsfactor. Een geval van volkomen afstooting tusschen twee factoren. V. Analyse eener spontane kruising van de stokkievitsboon. *Genetica*. **3**. S. 28—49. 1 Tab.
- Tornau, Göttingen. 1921. Ein Beitrag zur Frage erblicher Beeinflussung durch äußere Verhältnisse. *Fühlings Landw. Zeitg.* 70. Jahrg. S. 121.
- Tschermak, E., 1921. Beiträge zur Vervollkommnung der Technik der Bastardierungszüchtung der vier Hauptgetreidearten. *Zeitschr. Pflanzenzüchtung*, **8**, S. 1—13. 7 Textf.
- Ubisch, G. v., 1921. III. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **25**. S. 198—210.
- Ubisch, G. v., 1921. Zur Genetik der trimorphen Heterostylie sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie. *Biol. Zentrbl.* **41**. S. 88—96.
- Vavilov, N., 1919. Immunity of plants to infectious diseases (russ. mit engl. Resümee). *Ann. de l'Acad. agr. Petrovskoe (Moscou)* 1918. S. 1—239. 1 Taf. 7 Textf.
- Vavilov, N. J. and Kouznetsov, E. S., 1921. On the genetic nature of winter and spring varieties of plants (russ. mit engl. Resümee). *Ann. Agr. Faculty Saratow Univers.* **1**. S. 1—25.
- Venkataraman, T. S., 1917. A study of the arrowing (flowering) in the sugar cane with special reference to selfing and crossing operations. *Agr. Journ. Ind. Sc. Cong.* S. 97—108.
- White, V. E., 1917. Inheritance of endosperm color in maize. *Am. Journ. Bot.* **4**. S. 396—406.
- Witte, H., 1919. Über weibliche Sterilität beim Timotheegrass (*Phleum pratense* L.) und ihre Erbllichkeit. *Svensk. bot. Tidskr.* **13**. S. 32—42.
- Yamaguchi, Y., 1916. Über das Auftreten der Verbänderung bei *Pharbitis hederacea* Choisy. *Journ. College of Science Tokyo*. **39**, Art. 2. S. 56 S. 2 Taf. 3 Textf.
- Yampolsky, C., 1920. The occurrence and inheritance of sex intergradation in plants. *Am. Journ. of Bot.* **7**. S. 21—38.
- Zillig, H., 1920. Über spezialisierte Formen beim Antherenbrand, *Ustilago violacea*. *Ctbl. f. Bakt.- u. Paraskde.* II. Abt. **53**. S. 33—74.

b) Tiere.

- Agar.** 1920. The Genetics of a *Daphnia* hybrid during Parthenogenesis. Journ. Genetics. **10**. S. 303. 3 Textf.
- Altenburg, E. and Muller, H. J.,** 1920. The genetic basis of truncate wing, an inconstant and modifiable character in *Drosophila*. Journ. Genetics. **5**. S. 1—59. 1 Textf.
- Alverdes, F.,** 1920. Über die Vererbung von Abnormitäten (nach Untersuchungen an Copepoden). Geol. Anz. (Bericht über die 86. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. Abt. f. Zool. u. Paläozool.) **52**. S. 44—45.
- Alverdes, F.,** 1920. Die Vererbung von Abnormitäten bei Cyclops. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. S. 211—278. 56 Textf. u. 6 Tab.
- Arendsen Hein, S. A.,** 1920. Technical experiences in the breeding of *Tenebrio molitor*. Proceed. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. **23**. S. 193—218.
- Baldwin, F. M.,** 1920. Susceptible and resistant phases of the dividing sea-urchin egg when subjected to various concentrations of lipid-soluble substances, especially to higher alcohols. Biol. bull. of the marine biol. laborat. **38**. S. 123—140.
- Baldwin, W. M.,** 1920. Effects produced by X-Ray energy acting upon frogs: ova in early developmental stages. Science N. S. **52**. S. 229—230.
- Biereus de Haan, J. A. u. Przibram, H.** Erniedrigung der Körpertemperatur junger Wanderratten (*Mus decumanus*) durch chemische Mittel und ihr Einfluß auf die Schwanzlänge. Umwelt des Keimplasmas IX. Anz. d. Akad. d. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. Jahrg. 1920. S. 156—157.
- Boeker, E.,** 1921. Regenerationsversuche an knospenden Hydren. Biol. Ztrbl. **41**. S. 119—121.
- Boring, A. M. and Morgan, T. H.,** 1918. Luteal cells and hen-feathering. Journ. Gener. Physiology. **1**. S. 127—131.
- Boring, A. M. and Pearl, R.,** 1918. Sex studies XI. Hermaphrodite birds. Journ. exp. Zool. **25**. S. 1—47. 9 Taf. 9 Textf.
- Bridges, C. B.,** 1920. The mutant crossveinless in *Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Acad. Sci. **6**. S. 660—663.
- Bridges, C. B.,** 1920. White ocelli, an example of a slight mutant character with normal viability. Biol. Bull. **38**. S. 231—236.
- Bridges, C. B.,** 1921. Proof of non-disjunction for the fourth chromosome of *Drosophila melanogaster*. Science N. S. **53**. S. 308.
- Bridges, C. B.,** 1921. Gametic and observed ratios in *Drosophila*. Amer. Naturalist. **55**. S. 51—61.
- Camek, J.,** 1920. Investigations of the hair of different breeds of cattle. Journ. of agr. science. **10**. S. 12—21.
- Castle, W. E.,** 1920. The Genetics of the Dutch Rabbit. A Reply. Journ. Genetics. **10**. S. 293—300.
- Castle, W. E.,** 1920. Linked genes in rabbits. Science, N. S. **52**. S. 156 bis 157.
- Child, C. M.,** 1920. Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. X. Head frequency in *Planaria dorotocephala* in relation to age, nutrition and motor activity. Journ. Exp. Zool. **30**. S. 403—418. 3 Text.

- Cole, L. J.**, 1920. Inheritance of congenital palsy in Guinea-pigs. *The Am. Natur.* **54**. S. 130—151. 1 Textf.
- Cole, L. J.**, 1917. Determinate and indeterminate laying circles in birds. *Anat. Record.* **11**. S. 504—505.
- Crozier, W. J.**, 1918. Assortative mating in a nudi branch *Chromodoris zebra* Heilprin. *Journ. exp. Zool.* **27**. S. 247—292. 23 Textf.
- Dawson, J. A.**, 1920. An experimental study of an amiconucleate *Oxytricha*. II. The formation of double animals or „twins“. *Journ. Exp. Zool.* **30**. S. 129—157. 1 Taf. 14 Textf.
- Detlefsen, J. A.**, 1920. Is crossing over a function of distance? *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6**. S. 663—670.
- Detlefsen, J. A. and Carmichael, W. J.**, 1921. Inheritance of syndactylism, black, and dilution in swine. *Journ. agr. research.* **20**. S. 595—604. 1 Taf.
- Detlefsen, J. A. and Roberts, E.**, 1921. Studies on crossing over. I. The effect of selection on crossover values. *Journ. exp. Zool.* **32**. S. 333 bis 354. 2 Textf.
- Duerden, J. E.**, 1918. Absence of xenia in ostrich eggs. *Journ. Heredity.* **9**. S. 243—245.
- Duerden, J. E.**, 1920. Parallel mutations in the ostrich. *Science, N. S.* **52**. S. 165—168.
- Dunn, L. C.**, 1920. Types of white spotting in mice. *Am. Natur.* **54**. S. 465—495.
- Dunn, L. C.**, 1920. Linkage in mice and rats. *Genetics.* **5**. S. 325—343.
- Dunn, L. C.**, 1920. Independent genes in mice. *Genetics.* **5**. S. 344—361.
- Dürken, B.**, 1920. Versuche über die Erbllichkeit des in farbigem Lichte erworbenen Farbkleides der Puppen von *Pieris brassicae*. 3. vorl. Mitt. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Math.-phys. Kl.* 1920. S. 1—13.
- Federley, H.**, 1920. Die Bedeutung der polymeren Faktoren für die Zeichnung der Lepidopteren. *Hereditas.* **1**. S. 221—269. 9 Textf.
- Frateur, J. L.**, 1914. Contribution à l'étude du barrage de la plume chez la volaille. Hérité de la couleur coucou chez le coucou de Malines. *Bull. Inst. zootechnie Louvain.* **14**. 12 S.
- Frateur, J. L.**, 1919. De wildkleur von konijnen. *Handel. Vlaamsch nat. geneesk. Congres.* **18**. S. 52—58.
- Funkquist, H.**, 1920. The inheritance of the Muzzle Colour in the Castle Breed of Stjærnsund. *Hereditas.* **1**. S. 343—363. 3 Textf.
- Ghigi, A.**, 1920. Probabile inversione di dominanza coll'età in alcuni fagian. *Riv. di biol.* **2**. S. 591—596.
- Gladstone, R. J. and Wakeley, C. P. G.**, 1920. A cyclops lamb. (*C. rhinocephalus*). *Journ. of anat.* **54**. S. 196—207.
- Goldschmidt, R.**, 1917. On a case of facultative parthenogenesis in the gipsy moth (*Lymantria dispar*), with a discussion of the relation of parthenogenesis to sex. *Biol. Bull. Woods Hole.* **32**. S. 35—43.
- Goldschmidt, R.**, 1920. Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Flügelmusters der Schmetterlinge I. Mitt. Einige Vorstudien. *Arch. Entw.-Mech.* **47**. S. 1—24. 4 Taf. 12 Textf.

- Goldschmidt, R.**, 1921. Erbliehkeitsstudien an Schmetterlingen. III. Der Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **25**. S. 89—163. 3 Taf. 2 Textf.
- Gowen, J. W.**, 1918. Studies in inheritance of certain characters of crosses between dairy and beef breeds of cattle. Journ. Agr. Res. **15**. S. 1 bis 58. 6 Textf.
- Guyer, M. F. and Smith, E. A.**, 1920. Studies on cytolytins. II. Transmission of induced eye defects. Journ. Exp. Zool. **30**. S. 171—223. 4 Taf. 7 Textf.
- Hadley, P. and Caldwell, D. W.**, 1920. Studies on the inheritance of egg weight. I. Normal distribution of egg weight. Rhode Island Agr. Exp. St. Bull. **181**. 64 S. 43 Textf.
- Haempel, O.**, 1921. Variabilität, Vererbung und Rassenfrage bei Fischen. Schweiz. Fischerei-Ztg. Nr. 4. 11 S.
- Haniel, C.**, 1921. Variationsstudie an timoresischen Amphidromus-Arten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **25**. S. 1—88. 5 Taf. 27 Textf. 5 Tab.
- Hartman, C. G.**, 1920. The free-martin and its reciprocal: opossum man, dog. Science, N. S. **52**. S. 469—471.
- Hartmann, M.**, 1921. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonaden (Volvocales). III. Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans*, experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Arch. Protistenkunde. **43**. S. 223—286. 2 Taf. 7 Textf.
- Hartmann, A.**, 1920. Über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf Amphibienlarven. Einwirkung geringer Strahlendosen auf das Blut und das blutbildende Gewebe von *Rana temporaria*-Larven. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 131—209. 22 Textf.
- Hauser, W.**, 1921. Osteologische Unterscheidungsmerkmale der schweizerischen Feld- und Alpenhasen (*Lepus europaeus* Pall. und *Lepus intermedius varronis* Miller). Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbgs. **26**. S. 32 bis 108. 33 Textf.
- Hein, S. A. A.**, 1920. Studies on Variation in the Mealworm (*Tenebrio molitor*). Journ. Genetics. **10**. S. 227—264. 16 Textf.
- Hesse, R.**, 1921. Über den Einfluß des Untergrundes auf das Gedeihen des Rehes. Zool. Jahrb. Allg. **38**. S. 203—242.
- Hirschler, J.**, 1920. L'influence de l'extirpation des yeux sur la coloration des batraciens. Poln. mit franz. Résumé. Kosmos. **43**. 23 S. 1 Taf.
- Huxley, J. S.**, 1920. Intersexes in *Drosophila* and different types of intersexuality. Science, N. S. **52**. S. 59—60.
- Huxley, J. S.**, 1920. Note on an Alternating Preponderance of Males and Females in Fish, and its possible significance. Journ. Genetics. **10**. S. 265—276.
- Ibsen, H. L.**, 1920 Linkage in Rats. Am. Nat. **54**, S. 61—67.
- Ibsen, H. L. and Steigleder, E.**, 1917. Evidence for the death in utero of the homozygous yellow mouse. Am. Naturalist. **51**. S. 740—752.
- Jollos, V.**, 1921. Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. Prot. **43**. S. 1—222. 12 Kurven.

- Jones, S. V. H. and Rouse, J. E.**, 1920. The relation of age of dam to observed fecundity in domesticated animals. 1. Multiple births in cattle and sheep. *Journ. Dairy Science*. **3**. S. 260—290. 4 Textf.
- Karplus, J.**, 1921. Variabilität und Vererbung am Zentralnervensystem des Menschen und einiger Säugetiere (Familienuntersuchungen mit Berücksichtigung von Geschlecht und Entwicklung). 2. Aufl. Leipzig u. Wien. Franz Deuticke. 234 S. 6 Taf. 68 Textf.
- Klatt, B.**, 1921. Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. *Bibliotheca genetica*. Leipzig. Gebrüder Borntraeger. 2. IV + 180 S. 2 Taf. 33 Textf. 6 Kurventaf.
- Krafka jr., J.**, 1920. Environmental factors other than temperature affecting facet number in the bar-eyed mutant of *Drosophila*. *Journ. gen. physiol.* **3**. S. 207—210.
- Krafka, jr. J.**, 1920. The effect of temperature upon facet number in the bar-eyed mutant of *Drosophila*. *Journ. of gen. Physiol.* **2**. S. 409 bis 464. 14 Textf.
- Krieg, H.**, 1921. Über die Bildung von Streifenzeichnungen bei Säugetieren. *Anatom. Anz.* **54**. S. 33—40. 6 Textf.
- Krüger, P.**, 1920. Studien an Cirripeden. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **24**. S. 105—158. 5 Taf. 13 Textf.
- Lebedinsky, N.**, 1920. Über den Einfluß von Kochsalzlösungen auf die Entwicklung von Froschembryonen. *Festschr. f. Zschokke*. Basel. S. 1 bis 15. 9 Textf.
- Lineback, P. E.**, 1921. A case of unilateral polydactyly in a 22-mm embryo. *Anat. Rec.* **20**.
- Little, C. C.**, 1920. Factors influencing the growth of a transplantable tumor in mice. *Journ. exp. Zool.* **31**. S. 307—326. 1 Textf.
- Little, C. C.**, 1920. Is the fertile Tortoise-shell Tom Cat a Modified Female? *Journ. Genetics*. **10**. S. 301—302.
- Loeb, L.**, 1920. The Individuality-differential and its Mode of Inheritance. *Am. Natur.* **54**. S. 55—60.
- Lotsy, J. P.**, 1920. Over *Gallus Temminekii* G. R. Gray en over de eikleur der wilde hoenderlinneonten. *Genetica*. **2**. 400—404. 1 Textf.
- Mac Dowell, E. C.**, 1920. Bristle inheritance in *Drosophila*. III. Correlation. *Journ. exp. Zool.* **30**. S. 419—460.
- Mac Dowell, E. C., Vicari, E. M.**, 1921. Alcoholism and the behavior of white rats. I. The influence of alcoholic grandparents upon maze-behavior. *Journ. exp. Zool.* **33**. S. 209—292. 17 Textf.
- Mangold, O.**, 1920. Fragen der Regulation und Determination an umgeordneten Furchungsstadien und verschmolzenen Keimen von Triton. *Arch. Entw.-Mech.* **47**. S. 249—301. 2 Taf. 13 Textf.
- Metz, C. W.**, 1920. Correspondence between chromosome number and linkage groups in *Drosophila virilis*. *Science, N. S.* **51**. S. 417—418.
- Metz, C. W.**, 1920. Observations on the sterility of mutant hybrids in *Drosophila virilis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6**. S. 421—423.
- Minoura, T.**, 1921. A study of testis and ovarygrafts on the hen's egg and their effects on the embryo. *Journ. exp. Zool.* **33**. S. 1—62. 10 Taf. 1 Textf.

- Molz, E.**, 1920. Versuche zur Ermittlung des Einflusses äußerer Faktoren auf das Geschlechtsverhältnis der Rüben nematoden (Heterodera Schachtii A. Schmidt). Landw. Jahrb. **54**, S. 769—791. 3 Taf.
- Moore, C. R.**, 1920. The production of artificial hermaphrodites in mammals. Science, N. S. **52**. S. 179—182.
- Morgan, T. H.**, 1919. The genetic and the operative evidence relating to secondary sexual characters. Publ. Carn. Inst. Washington. 108 S.
- Morgan, T. H.**, 1920. The genetic factor for hen-feathering in the Sebright Bantam. Biol. Bull. **39**. S. 257—261.
- Morgan, T. H.**, 1920. The effects of castration of hen-feathered Campines. Biol. Bull. **39**.
- Morgan, T. H.**, 1920. Variations in the secondary sexual characters of the fiddler crab. Am. Nat. **54**. S. 220—246. 6 Textf.
- Morgan, T. H.**, 1920. Whitman's work on the evolution of the group of Pigeons. Science, N. S. **51**. S. 73—80.
- Muller, H. J.**, 1920. Further changes in the white eye series of *Drosophila* and their bearing on the manner of occurrence of mutation. Journ. exp. Zool. **30**. S. 443—473. 3 Textf.
- Newman, H. H.**, 1921. On the occurrence of paired madreporic pores and pore canals in the advanced bipennaria larvae of *Asterina* (Pasiria) miniata; together with a discussion of the significance of similar structures in other echinoderm larvae. Biol. Bull. **40**.
- Northrop, J. H.**, 1920. Concerning the hereditary adaptation of organisms to higher temperature. Journ. of Gen. Physiol. **2**. S. 313—318.
- Onslow, H.**, 1920. Inheritance of Wing colour in Lepidoptera. IV. Melanism in *Boarmia abietaria*. Journ. of Genetics. **10**. S. 135—140. 1 Taf.
- Orton, T. H.**, 1921. Sex-change in the native oyster. Nature. **107**. S. 580.
- Pap, E.**, 1921. Über Vererbung von Farbe und Zeichnung bei dem Kaninchen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **26**. S. 185—270. 20 Textf.
- Payne, F.**, 1920. Selection for high and low bristle number in the mutant strain „reduced“. Genetics. **5**. S. 501—542. 3 Textf.
- Pearson, K.**, 1920. The fundamental problem of practical statistics. Biometrika. **13**. S. 1—16.
- Petersen, H.**, 1920. Bildung einer überzähligen Linse bei *Rana temporaria*. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 239—248. 6 Textf.
- Pézard, A.**, 1921. Numerical law of regression of certain secondary sex characters. Journ. gen. Physiol. **3**. S. 271—283.
- Pflanzmayer, E. W.**, 1920. Bastardierungen von Cavicorniern in Transkaukasien. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde. S. 154—167. 3 Taf.
- Philipstchenko, J.**, 1916. Variabilité et hérédité du crâne chez les mammifères. Arch. russes d'Anatomie, d'Hist. et d'Embryol. **1**, fasc. II, Petrograde. S. 267—330. 2 Taf.
- Philipstchenko, J.**, 1916. Les espèces biologiques du Chermes et leur différenciation statistique (russ. mit franz. Résumé). Journ. russ. de Zool. **1**. S. 261—285.

- Philipstschenko, J.**, 1917. Variabilité et hérédité du crâne chez les mammifères. II. Hérédité des caractères craniologiques chez les lapins. Arch. russes d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie. Petrograde. 1, fasc. III. S. 657—731. 2 Taf. 1 Textf.
- Philipstschenko, J.**, 1918. La variabilité chez les abeilles et la statistique de variation (russ. mit franz. Résumé). Journ. russ. de Zool. 3. S. 211—221.
- Philipstschenko, J.**, 1919. L'hérédité de la pigmentation chez les canaries. Bull. Acad. Sciences de Russie. S. 1233—1251.
- Plough, H. H.**, 1918. The effect of temperature on crossing over in *Drosophila*. Journ. exp. Zool. 24. S. 147—209. 9 Textf.
- Plough, H. H.**, 1921. Further studies on the effect of temperature on crossing over. Journ. exp. Zool. 32. S. 187—202.
- Przibram, H.**, 1921. Die Bruch-Dreifachbildung im Tierreiche. Arch. Entw.-Mech. 48. S. 205—444. 19 Taf.
- Punnett, R. C.** and the late Major **Bailey, P. G.**, 1920. Genetic Studies in Poultry. II. Inheritance of Egg-Colour and Broodiness. Journ. of Genetics. 10. S. 277—292. 1 Taf. 13 Textf.
- Punnett, R. C.** and the late Major **Bailey, P. G.**, 1921. Genetic studies in Poultry. III. Hen feathered Cocks. Journ. of Genetics. 11. S. 37 bis 58. 5 Taf. 2 Textf.
- Rabaud, E.**, 1917. „Dislocated“ mice. Bull. Soc. Zool. France. 42. S. 87 bis 97. 1 Textf.
- Richards, M. H.**, 1918. Two new eye colors in the third chromosome of *Drosophila melanogaster*. Biol. Bull. 35. S. 199—206.
- Roberts, E.**, 1918. Fluctuations in a recessive Mendelian character and selection. Journ. exp. Zool. 27. S. 158—192, 2 Taf. 3 Textf.
- Robertson, W. R. B.**, 1917. A mule and a horse as twins, and the inheritance of twinning. Kansas Univ. Sci. Bull. 10. S. 293—298. 4 Taf.
- Romeis, B. u. Dobkiewicz, L. v.**, 1920. Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung von Wirbeltierhormonen auf Wirbellose. I. Der Einfluß der Schilddrüsenfütterung auf Entwicklung und Wachstum der Schmeißfliege (*Calliphora vomitoria*). Arch. Entw.-Mech. 47. S. 119 bis 131. 5 Textf.
- Romeis, B.**, 1920. Der Einfluß innersekretorischer Organe auf Wachstum und Entwicklung von Froschlarven. Die Naturwissenschaften. Jahrg. 8. S. 860—866. 10 Textf.
- Safir, S. R.**, 1920. Genetic and cytological examination of the phenomena of primary non-disjunction in *Drosophila melanogaster*. Genetics. 5. S. 459—487. 1 Taf. 2 Textf.
- Schaxel, J.**, 1921. Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. I. Teil. Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration. Arb. aus d. Gebiet d. exp. Biol. H. 1. VIII + 99 S. 30 Textf.
- Schleip, W.**, 1921. Über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung von *Dixippus* und die Frage der Erbllichkeit des erworbenen Farbkleides. Zool. Anz. 52. S. 151—160.
- Schmidt, J.**, 1920. Racial investigations. IV. The genetic behaviour of a secondary sexual character. C. R. Labor. Carlsberg 14, Nr. 8. 12 S. 5 Taf.

- Schmidt, J., 1920. Racial Studies in Fishes. IV. Experimental investigations with *Zoarces viviparus* L. Journ. of Genetics. **10**. S. 179—192. 2 Textf.
- Schmidt, J., 1920. Racial investigations. V. Experimental investigations with *Zoarces viviparus* L. C. R. Labor. Carlsberg. **14**, Nr. 9. 14 S. 2 Textf.
- Schultz, W., 1920. Kälteschwärzung eines Säugetieres und ihre allgemeinen biologischen Hinweise. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 25—42. 12 Textf.
- Shore-Bailey, W., 1918. Hybrid wigeon. Avic. Mag. **10**. S. 15—16.
- Shull, A. F., 1918. Relative effectiveness of food, oxygen and other substances in causing or preventing male-production in *Hydatina*. Jouru. exp. Zool. **26**. S. 521—544.
- Slye, M., 1920. The relation of pregnancy and reproduction to tumor growth. Studies in the incidence and inheritability of spontaneous tumors in mice. Problems in the behavior of Tumors. Tenth report. Journ. of Cancer Research. **5**. S. 25—52. 19 Textf.
- Slye, M., 1920. The relation of inbreeding to tumor production. Studies in the incidence and inheritability of spontaneous tumors in mice. XIII. Problems in the behavior of tumors. Journ. of Cancer Research. **5**. S. 53—79. 11 Textf.
- Stieve, H., 1920. Der Einfluß von veränderten äußeren Bedingungen auf die Ovarien der Molche. Anat. Anz. **53**, Erg.-Heft. S. 4—16.
- Stieve, H., 1920. Die inkretorische Tätigkeit der Keimdrüsen und ihr Einfluß auf die Gestaltung des Körpers. Die Naturwissenschaften. 8. Jahrg. S. 895—903.
- Stockard, Ch. R., 1920/21. Developmental rate and structural expression: An experimental study of twins, „double monsters“ and single deformities, and the interaction among embryonic organs during their origin and development. Am. Journ. Anat. **28**. S. 115—275. 6 Taf. 32 Textf.
- Stockard, C. R. and Papanicolaou, G. N., 1920. Variations of structural expression in the inheritance of polydactyly. Anat. Record. **18**. S. 262.
- Strong, L. C., 1920. Roughoid, a mutant located to the left of sepia in the chromosome of *Drosophila melanogaster*. Biol. Bull. **38**. S. 33—37.
- Sturtevant, A. H., 1920. Intersexes in *Drosophila simulans*. Science, N. S. **51**. S. 325—327.
- Sturtevant, A. H., 1921. The north American species of *Drosophila*. Carnegie Institution of Washington. Publ. Nr. 301. 150 S. 49 Textf.
- Sturtevant, A. H., 1920. Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. Genetics. **5**. S. 488 bis 500. 5 Textf.
- Sturtevant, A. H., 1920. The vermilion gene and gynandromorphism. Proc. Soc. for Exp. Biol. and Med. **17**. S. 70—71.
- Sumner, F. B., 1920. Geographic variation and mendelian inheritance. Journ. exp. Zool. **30**. S. 369—402. 7 Textf.
- Teldt jr., K., 1920. Über Hautzeichnung bei Säugetieren infolge des Haar-kleidwechsels. Verhdlg. zool.-bot. Ges. Wien. S. 118—136.
- Trachtenberg, H. L., 1921. The analysis of the Results of Professor Johannes Schmidt's Diallel Crossing with trout. Journ. Genetics. **11**. S. 75—78.

- Warren, D. C.**, 1920. Spotting inheritance in *Drosophila busckii* Coq. Genetics. **5**. S. 60—110.
- Weinstein, A.**, 1920. Homologous genes and linear linkage in *Drosophila virilis*. Proc. Nat. Acad. Sci. **6**. S. 625—639. 2 Textf.
- Wolfe, J. J.**, 1918. Alternation and parthenogenesis in *Padina*. Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc. **34**. S. 78—109.
- Woods, F. A.**, 1920. A random test in the theory of protective coloration. Journ. Heredity. **11**. S. 284—288. 4 Textf.
- Wright, S.**, 1917. Color inheritance in mammals. II—V. Journ. Heredity. **8**. S. 373—378; 426—430; 473—475; 476—480.
- Zeleny, C.**, 1919. A change in the bar gene of *Drosophila* involving further decrease in facet number and increase in dominance. Journ. of Gen. Physiol. **2**. S. 69—71.

c) Mensch.

- Becker, W. H.**, 1921. Was wird aus den Kindern alter Erstgebärender? Ein Beitrag zur Vererbungslehre. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **13**. S. 277—297.
- Boas, F.**, 1920. The influence of environment upon development. Proc. Nat. Acad. Sci. **6**. S. 489—493.
- Brunsgaard, E.**, 1921. Om Syphilis congenita i 2den generation. Norsk magazin for laegevidenskaben. **5**. Raekke — 19. Bind. S. 353—358. 1 Taf.
- Davenport, C. B.**, 1920. Influence of the male in the production of human twins. Am. Naturalist. **104**. S. 122—129.
- Davenport, C. B.**, 1920. Heredity of twin births. Proc. Soc. for Exp. Biol. and Med. **17**. S. 75—77.
- Federley, H.**, 1921. Genetics in Swedish Finland. The Swedish Nation in word and picture. S. 112—117.
- Fleischer, B.**, 1920. Ein Beitrag zur Frage der Vererbung der familiären Sehnervenatropie (Leberscher Krankheit). Mit Mitteilung neuer Fälle. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **13**. S. 129—163.
- Glaser, O.**, 1918. Hereditary deficiencies in the sense of smell. Science. **48**. S. 647—648.
- Gross, K.**, 1920. Über Vererbung von Augen- und Haarfarbe und den Zusammenhang beider. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **13**. S. 164—170.
- Hildén, K.**, 1921. Some anthropological data on the inhabitants of Swedish and Finnish extraction in Finland. The Swedish Nation in word and picture. S. 84—89.
- Hurlin, R. G.**, 1920. A case of inherited syndactyly in man. Journ. of Heredity. **11**. S. 334—335. 2 Textf.
- Jablonski, W.**, 1920. Über Albinismus des Auges im Zusammenhang mit den Vererbungsregeln. Dtsch. med. Wochenschr. Jahrg. 46. S. 708—711.
- Janzen, E. and Broekman, J.**, 1921. Een geval van hereditairen diabetes insipidus. Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde. **65**. 1. Hälfte. S. 2519 bis 2531. 1 Stammtafel.

- Karplus, J.**, 1921. Variabilität und Vererbung am Zentralnervensystem des Menschen und einiger Säugetiere (Familienuntersuchungen mit Berücksichtigung von Geschlecht und Entwicklung). Leipzig u. Wien. Franz Deuticke. 234 S. 6 Taf. 68 Textf.
- Laughlin, H. H.**, 1912. Race assimilation by the pure-sire method. Journ. Heredity. 11. S. 259—263. 4 Textf.
- Leidig**, 1921. Ein eigenartiger Fall von familiärer Idiosynkrasie gegen Pilze. Münchner med. Wochenschr. Jahrg. 68. S. 333—334.
- Lenz, F.**, 1921. Über geschlechtsgebundene Erbanlagen für Augenfarbe. Arch. Rass. u. Ges.biologie. 13. S. 298—300.
- Lundborg, H.**, 1921. Rassenmischung -- Vermehrte Heterozygotie (Genchaos) -- Konstitutionsveränderungen -- Habitus asthenicus sive paralyticus (Zunahme der Körpergröße usw.) Tuberkulose. Eine Ursachenkette. Hereditas. 2. S. 77—87. 1 Textf.
- Lundborg, H.**, 1921. The history of a Swedish Farmer's lineage as seen from a race-biological standpoint. The Swedish Nation in word and picture. S. 57—70.
- Lundborg, H.**, 1921. The more important racial elements that form a part of the present Swedish Nation. The Swedish Nation in word and picture. S. 24—33.
- Lundborg, H. and Rumström, J.**, 1921. The Swedish Nation in word and picture II. part. Folk and Race-Types in Sweden. 20 Taf.
- Newman, H. H.**, 1917. The biology of twins. Chicago Univ. Press. Chicago. IX u. 186 S. 1 Taf. 55 Textf.
- Ramström, M.**, 1921. Anthropological and race-biological researches in Sweden. The Swedish Nation in word and picture. S. 39—47.
- Siemens, H. W.**, 1921. Über Vorkommen und Bedeutung der gehäuften Blutsverwandschaft der Eltern bei den Dermatosen. Arch. f. Dermatologie und Syphilis. 132 Orig. S. 206—227.
- Stargardt, K.**, 1917. Über familiäre Degeneration in der Maculagegend des Auges mit und ohne psychische Störungen. Arch. Psychiatrie. 58.
- Strauß, H.**, 1921. Über hereditäres und familiäres Vorkommen von Ulcus ventriculi und anodeni. Münchner med. Wochenschr. Jahrg. 68. S. 274 bis 275.
- Struck, B.**, 1921. Somatische Typen und Sprachgruppen in Kordofan. Ein Beitrag zur Methodik der Typenanalyse. Zeitschr. f. Ethnologie. 52. S. 129—170. 14 Textf.

III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

a) Pflanzen.

- Berry, E. W.**, 1920. The ancestors of the sequoias. Sci. Am. Monthly. 2. S. 207—208.
- Bews, J. W.**, 1921. The general principles of plant distribution as illustrated by the South African Flora. Ann. of Botany. 35. S. 1—36.

- Buchholz, J. T.**, 1920. Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of the conifers. *Am. J. Botany*. **7**. S. 125—145.
- Chamberlain, C. J.**, 1920. The living cycads and the phylogeny of seed plants. *Am. J. Botany*. **7**. S. 125—145, 146—153. 1 Taf.
- Costerus, J. C. and Smith, J. J.**, 1921. Studies in tropical teratology. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*. **32**. S. 1—42. 12 Taf.
- Darrow, G. M.**, 1920. Are our raspberries derived from American or European species. *Journ. Heredity*. **11**. S. 178—184. 3 Textf.
- Fischer, H.**, 1919. *Anemone alpina* L. mit monströsem Blütenhüllblatt. *Ber. deutsch. bot. Ges.* **37**. S. 476—478. 1 Textf.
- Molisch, H.**, 1920. Aschenbild und Pflanzenverwandschaft. *Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien, Math. nat. Kl. Abt. I*. **129**. S. 261—294.
- Petersen, H. R.**, 1920. Some preliminary remarks on the origin of isolated vascular bundles in herbaceous dicotyledonous plants. *Botanisk Tidskrift*. **37**. S. 136—147. 6 Textf.
- Saunders, E. R.**, 1921. Note on the evolution of the double stock (*Matthiola incana*). *Journ. Genetics*. **11**. No. 1. S. 69—74. 3 Textf.
- Spragg, F. A.**, 1920. The spread of Rosen rye. *Journ. Heredity*. **11**. S. 42—44. 1 Textf.
- Stakman, E. C., Piemeisel, F. J. and Leonie, M. N.**, 1918. Plasticity of biological forms of *Puccinia graminis*. *Journ. Agric. Res.* **15**. S. 221 bis 250. 2 Taf.
- Suessenguth, K.**, 1920. Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotylen. *Beih. bot. Centralbl.* **38**. Abt. II. S. 1—79. 18 Textf.
- Valleau, W. D.**, 1918. Sterility in the strawberry. *Journ. Agric. Res.* **12**. S. 613—670. 6 Taf. 4 Textf.
- Vogel, J. u. Zipfel**, 1921. Beiträge zur Frage der Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosenknöllchen-Bakterien und deren Artbestimmung mittels serologischer Untersuchungsmethoden. *Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde*. II. Abt. **54**. S. 13—34.
- Wieland, G. R.**, 1920. Distribution and relationship of the Cycadeoids. *Am. J. Botany*. **7**. S. 154—172. 1 Taf. 5 Textf.

b) Tiere.

- Abel, O.**, 1919. Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin u. Leipzig, De Gruyter & Co. XVIII u. 914 S.
- Adametz, L.**, 1920. Herkunft und Wanderungen der Hamiten, erschlossen aus ihren Haustierrassen. Osten und Orient, I. Reihe Forschungen, Wien 1920. **2**. 107 S. 29 Kunstdrucktaf.
- Bemmelen, J. F. van**, 1920. Die Farbenzeichnung bei Tieren. *Zool. Anz.* (Bericht über die 86. Vers. Deutscher Naturf. u. Ärzte, Abt. f. Zool. u. Paläozool.) **52**. S. 48.
- Bishop, G.**, 1920. Fertilization in the honey-bee I. u. II. *Journ. exp. Zool.* **31**. S. 225—286. 3 Taf. 5 Textf.
- Boveri-Boner, Y.**, 1920. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ne-phridien niederer Oligochäten. Jena, G. Fischer. 52 S. gr. 8°. 3 Taf. 6 Textf.

- Broman, J.**, 1920. Über rudimentäre Hautorgane beim menschlichen Embryo und über die Phylogenese von Milchdrüsen und Tasthaaren. *Anatom. Anz.* **53**. Erg.-Heft. S. 27—38. 10 Textf.
- Carter, T. J.**, 1920. The microscopical structure of the enamel of two sparassodonts, *Cladosictis* and *Pharsophorus*, as evidence of the marsupial character, together with a note on the value of the pattern of the enamel as a test of affinity. *Journ. of Anat.* **54**. S. 189—195.
- Coupin, F.**, 1920. Sur l'absence des trous de Magendie et de Luschka chez quelques mammifères. *Cpt. rend. soc. de biol.* **83**. S. 954—956.
- Dahl, F.**, 1921. Die Abstammung des Skorpions und das erste Auftreten echter Atmungsorgane. *Zool. Anz.* **52**. S. 304—310. 2 Textf.
- Daiber, M.**, 1920. Das Bauchrippensystem von *Sphenodon* (*Heteria*) *punctatus* Gray. *Anatom. Anz.* **53**. S. 371—382. 2 Taf.
- Demoll, R.**, 1921. Die Vererbbarkeit somatischer Erwerbungen. (Neue Tatsachen zur Beurteilung dieser Frage.) *Arch. Entw.-Mech.* **47**. S. 443 bis 451. 2 Taf. 1 Textf.
- Eggeling, H. v.**, 1920. Inwieweit ist der Wurmfortsatz am menschlichen Blinddarm ein rudimentäres Gebilde? *Anatom. Anz.* **53**. S. 401—428. 6 Textf. 5 Tabellen.
- Feige, 1921.** Variationsstatistische Untersuchungen an Haustieren. *Fühlings landw. Ztg.* **70**. Jahrg. S. 259.
- Feytaud, J.**, 1917. Sur la reproduction parthénogénétique de l'Otiorhynque sillonné (*Otiorhynchus sulcatus* Fahr.). *C. R. Ac. Sc. Paris.* **165**. S. 767—769.
- Firket, J.**, 1920. On the origin of germ cells in higher vertebrates. *Anatomical Record.* **18**. S. 309—316.
- Fuchs, H.**, 1920. Über die Verknöcherung des Innenskeletts am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. *Anatom. Anz.* **53**. S. 1—36, 353—371.
- Goetsch, W.**, 1920. Hautknochenbildungen bei Fischen. I. *Zool. Jahrb. Anat.* **42**. S. 1—42. 2 Taf.
- Goodale, H. D.**, 1917. The feminization of male birds. *Journ. Am. Assoc. Instr. a. Invest. Poultry Husb.* **3**. S. 68—70.
- Goodale, H. D.**, 1918. Winter cycle of egg production in the Rhode Island Red breed of the domestic fowl. *Journ. Agric. Res.* **12**. S. 547—574.
- Gunthrop, H.**, 1920. Note on distribution and spermatogenesis of Myriapoda. *Science, N. S.* **52**. S. 36—37.
- Guyer, M. F.**, 1921. Immune sera and certain biological problems. *Am. Naturalist.* **55**. S. 97—115.
- Hanson, F. B.**, 1920. The development of the shoulder-girdle of *Sus scrofa*. *Anat. rec.* **18**. S. 1—22.
- Harms, W.**, 1921. Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendekapoden *Munidopsis polymorpha* Koelbel aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Lanzarote. *Zool. Anz.* **52**. S. 101—115. 7 Textf.
- Harms, W.**, 1921. Morphologische und kausal-analytische Untersuchungen über das Internephridialorgan von *Physcosoma lanzarotae* nov. spec. *Arch. Entw.-Mech.* **47**. S. 307—374. 5 Taf. 33 Textf.

- Heymons, R.**, 1920. Über ein Pferd mit zebroider Zeichnung. Ein Beitrag zur Kenntnis der Baschkirenpferde. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. S. 235—254. 1 Taf.
- Hogben, L. T.**, 1920. Studies on synopsis I. — Oogenesis in the Hymenoptera. Proc. of the roy. soc. Lond. B. **91**. S. 268—293.
- Huntington, G. S.**, 1920. A critique of the theories of pulmonary evolution in the mammalia. Amer. Journ. of Anat. **27**. S. 99—199. 15 Textf.
- Jacobshagen**, 1920. Die Homologie der Wirbeltierkiemen. Anatom. Anz. **53**. Erg.-Heft. S. 84—95. 3 Textf.
- Johnson, C. W.**, 1920. Variation of the palm weevil. Journ. Heredity. **11**. S. 84—85. 1 Textf.
- Jordan, D. S.**, 1920. Orthogenesis among fishes. Science, N. S. **52**. S. 13—14.
- Kingsbury, B. F.**, 1920. The developmental origin of the notochord. Science, N. S. **51**. S. 190—193.
- Kükenthal, W.**, 1921. Versuch eines natürlichen Systems der Oktokorallen. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin. S. 82—102.
- Küpfer, M.**, 1920. Beiträge zur Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane bei den Säugetieren (der gelbe Körper am Ovarium von Rind und Schwein). Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich. **65**. S. 377—433. 3 Taf.
- Lebedinsky, N.**, 1921. Der Unterkiefer der Vögel. Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses der Außenwelt auf den Organismus. Acta Universitatis Latviensis. Riga. **1**. S. 1—33. 3 Textf. 5 Tabellen.
- Lippincott, W. A.**, 1920. Note on the „pelvic wing“ in poultry. Am. Naturalist. **54**. S. 535—539. 7 Textf.
- Little, C.**, 1920. Is the fertile tortoise-shell Tom Cat a modified female? Journ. Genetics. **10**. S. 301—302.
- Marcus, H.**, 1921. Über die Zahl und die Verschiebung von Zähnen besonders bei Manatus. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 571—586. 2 Taf. 3 Textf.
- McEwen, R. S.**, 1918. The reactions to light and to gravity in *Drosophila* and its mutants. Journ. Exp. Zool. **25**. S. 49—106. 3 Textf.
- Metcalf, M. M.**, 1920. Upon an important method of studying problems of relationship and of geographical distribution. Proc. Nat. Acad. Sci. **6**. S. 432—433.
- Metz, Ch. and Nonidez, J.**, 1921. Spermatogenesis in the fly, *Asilus sericeus* Say. Journ. exp. Zool. **32**. S. 165—182. 2 Taf.
- Norris, H. W. and Sally, P. H.**, 1920. The cranial, occipital, and anterior spinal nerves of the dogfish, *Squalus acanthias*. Journ. of comp. neurol. **31**. S. 293—395.
- Ogushi, K.**, 1920. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Mm. serrati posteriores bei Affen, nebst einer Bemerkung über die „Oligoneurie“. Anatom. Anz. **53**. S. 321—332. 3 Textf.
- Ortmann, A. E.**, 1920. Correlation of shape and station in freshwater mussels. Proc. Am. Phil. Soc. **59**. S. 269—312. 1 Taf.
- Plate, L.**, 1920. Bemerkungen über die descendenztheoretische Bewertung der Umwandlungen von *Planorbis multiformis*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **22**. S. 217—225.

- Reighard, J.**, 1920. The breeding behavior of the suckers and minnows. Biol. bull. of the marine biol. laborat. **38**. S. 1—32.
- Spitzer, A.**, 1921. Über die Ursache und den Mechanismus der Zweiteilung des Wirbeltierherzens. II. Teil. Die doppelte Septierung des arteriellen Herzschenkels und deren sekundäre Vereinfachung. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 511—570. 1 Taf. 6 Textf.
- Steiner, H.**, 1921. Hand und Fuß der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage. Anatom. Anz. **53**. S. 513—542. 14 Textf.
- Waters, A. W.**, 1921. Observation upon the relationships of the (Bryozoa) Selenariadae, Conescharrellinidae, etc., fossil and recent. Journ. of the Linnean Soc. (Zoology). **34**. Nr. 229. S. 399—428. 2 Taf.
- Weber, A.**, 1920. Rapports de l'extrémité antérieure de la corde dorsale avec l'ébauche cartilagineuse du crâne chez quelques reptiles algériens. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **83**. S. 1056—1058.
- Willier, B.**, 1921. Structures and homologies of Free-Martin Gonads. Journ. exp. Zool. **33**. S. 63—128. 18 Textf.

e) Mensch.

- Bayou, H.**, 1920. Racial and sexual differences in the appendix vermiformis. Anatomical Record. **19**. S. 241—249.
- Browman, J.**, 1920. Über rudimentäre Hautorgane beim menschlichen Embryo und über die Phylogenese von Milchdrüsen und Tasthaaren. Anat. Anz. **53**. Ergänzungsheft. S. 27—38.
- Bühler, K.**, 1921. Der Ursprung des Intellekts. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 144—151.
- Cameron, J.**, 1920. Contour of orbital aperture in representatives of modern and fossil Hominidae. Amer. Journ. Phys. Anthropol. **3**.
- Dixon, R. B.**, 1920. A new theory of Polynesian origins. Proc. Am. Phil. Soc. **59**. S. 261—267.
- Eggeling, H. v.**, 1920. Inwieweit ist der Wurmfortsatz am menschlichen Blinddarm ein rudimentäres Gebilde. Anat. Anz. **53**. S. 401—428.
- Fischer, E.**, 1921. Zur Frage der Domestikationsmerkmale des Menschen. Ztschr. f. Sexualwissenschaft. **8**. 1. Heft.
- Grunewald, J.**, 1920. Über die Beanspruchung und den Aufbau des menschlichen Unterkiefers und die mechanische Bedeutung des Kinns. Arch. f. Anthropologie. N. F. **18**. S. 100—113. 2 Textf.
- Hrdlicka, A.**, 1920. The anthropological problems of the Far East. Science, N. S. **52**. S. 567—574.
- Learmonth, J.**, 1920. The inheritance of specific Iso-agglutinins in human blood. Journ. Genetics. **10**. S. 141—148.
- Lenhossek, M. v.**, 1920. Das innere Relief des Unterkieferastes. Arch. f. Anthropologie. N. F. **18**. S. 49—59.
- Mollison, T.**, 1921. Die Abstammung des Menschen. Die Naturwissenschaften. **9**. S. 128—140. 10 Textf.
- Orenstein, M.**, 1920. Correlation of cephalic measurements in egyptian born natives. Biometrika. **13**. S. 17—24.

- Paulsen, J.**, 1920. Wesen und Entstehung der Rassenmerkmale. Arch. f. Anthropologie. N. F. 18. S. 60—70. 1 Taf. 4 Textf.
- Pearson, K.**, 1921. Side lights on the evolution of man. Univ. of London Galton Laboratory Eugenics Lecture series 13. 27 S.
- Schiefferdecker, P.**, 1920. Über die Haarlosigkeit des Menschen. Eine Betrachtung. Anatom. Anz. 53. S. 383—396.
- Steinmann, G.**, 1921. Die Herkunft des Menschengeschlechts. Die Naturwissenschaften. 9. S. 121—128.
- Stieve, H.**, 1920. Über dorso-lumbale Übergangswirbel. Anatom. Anz. 53. Erg.-Heft. S. 96—102. 2 Textf.
- Sullivan, Louis R.**, 1920. Anthropometry of the Siouan tribes. Proc. Nat. Acad. Sci. 6. S. 131—134.
- Voit, M.**, 1921. Der Mensch als primitive Tierform. Die Naturwissenschaften. 9. S. 140—144.

IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

a) Pflanzen.

- Blackburn, K. and Harrison, S. W. H.**, 1921. The status of the British Rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of Botany. 35. S. 159—188.
- Blakeslee, A. F., Belling, J. and Farnham, M. E.**, 1920. Chromosomal duplication and Mendelian phenomena in *Datura* mutants. Science N. S. 52. S. 388—390.
- Böös, G.**, 1920. Der experimentelle Nachweis der Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. Bot. Notiser. S. 145—150. 2 Textf.
- Cowdry, N. H.**, 1920. Experimental studies on mitochondria in plant cells. Biological Bulletin. 39. S. 188—199.
- Emberger, L.**, 1920. Etude cytologique des organes sexuels des fougères. C. R. Ac. Sc. Paris. 171. S. 735—737.
- Goodspeed, T. H. and Crane, M. P.**, 1920. Chromosome number in the *Sequoias*. Bot. Gaz. 70. S. 348—349.
- Harrison, J. W. H.**, 1920. Our British roses, their hybridology and other genetical problems. Trans. Nat. Hist. Soc. North. a. Durham.
- Hirmer, M.**, 1920. Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyceten. Ztschr. f. Botanik. 12. S. 657—685. 1 Taf. 10 Textf.
- Holmgren, J.**, 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. 59.
- Kihara, H.**, 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. II. Chromosomenzahlen und Verwandtschaftsverhältnisse unter *Avena*-Arten. Bot. Mag. Tokyo. 33. S. 95.

- Kihara, H.**, 1921. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der *Triticum*-Arten. Bot. Mag. Tokyo. **35**. S. 19—44. 1 Taf. 2 Textf.
- Lee, A. B.**, 1920. The structure of certain chromosomes and the Mechanism of their division. Quarterly Journal of Microscopical Science. **65**. S. 1—33. 2 Taf.
- Marchal, E.**, 1920. Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Mémoires publ. Acad. roy. Belgique Cl. d. Sc. in 8°. 2^e Série. **4**. 108 S. 4 Taf.
- Mol, W. E. de**, 1921. De l'existence de variétés hétéroplôides de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Inaug.-Diss. Zürich. 100 S. 13 Taf.
- Mol, W. E. de**, 1920. Over het uptreden van heteroploïde Hollandsche varieteiten van *Hyacinthus orientalis* en de chromosomengarnituur van deze plantensoort. Versl. gew. Verg. K. A. W. Amsterdam. Wis- en Natuurk. Afdeeling. **29**. S. 512—523.
- Mol, W. E. de**, 1921. Over het voorkomen van heteroploïde varieteiten van *Hyacinthus orientalis* L. in de hollandsche kultuuren. Genetica. **3**. S. 97—192.
- O'Neal, C. E.**, 1920. Microsporogenesis in *Datura Stramonium*. Bull. Torrey Club. **47**. S. 231—241. 2 Taf.
- Overeem, C. van**, 1921. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Beih. bot. Ctbl. I. Abt. **38**. S. 73—113. 6 Taf. 2 Textf.
- Palm, B.**, 1920. Preliminary notes on pollen development in tropical Monocotyledons. Svensk botanisk tidskrift. **14**. S. 261—266.
- Rosenberg, O.**, 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk botanisk Tidskrift. **11**.
- Sakamura, T.**, 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. Science Tokyo. **29**. Art. 11. S. 1—209.
- Shamel, A. D.**, 1918. Why navel oranges are seedless. Journ. Heredity. **9**. S. 246—249.
- Sharp, L. W.**, 1920. Somatic chromosomes in *Tradescantia*. Journ. of Botany. **7**. S. 341—354. 2 Taf.
- Tahara, M.**, 1915. Cytological studies on *Chrysanthemum*. Bot. Mag. Tokyo. **2**.

b) Tiere.

- Alverdes, F.**, 1921. Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Spermatozoen von *Cyclops* nach der Befruchtung. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 375—398. 8 Textf.
- Arai, H.**, 1920. On the cause of the hypertrophy of the surviving ovary after semispaying (albino rat) and on the number of ova in it. Am. Journ. Anatomy. **28**. S. 59—79.

- Ballowitz, E., 1920. Über die Samenkörper der Libellen. II. Die Spermien der Agrioniden. Arch. mikr. Anat. **93**. II. Abt. S. 1—16. 1 Taf. 4 Textf.
- Bilski, F., 1921. Über Blastophthorie durch Alkohol. Mit Versuchen am Frosch. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 627—653.
- Bowen, R. H., 1920. Studies on insect spermatogenesis I. The history of the cytoplasmic components of the sperm in the Hemiptera. Biological Bulletin. **39**. S. 316—362. 2 Taf. 1 Textf.
- Bückmann, J., 1920. Das Zwischengewebe der Keimdrüsen. Referat über einen Vortrag von Stieve, Leipzig. Naturw. Wochenschrift. N. F. **49**. S. 810—811.
- Bujard, E., 1921. De la génèse des ovotestis chez les Mammifères. C. R. Soc. Biol. **84**. S. 114—116.
- Burlet, H. de und Ruiter, H. de, 1920. Zur Entwicklung und Morphologie des Säugerhodens I. Der Hoden von *Mus musculus*. Anat. Hefte. Abt. 1. Heft 178. S. 321—383.
- Charlton, H. H., 1921. The spermatogenesis of *Lepisma domestica*. Journ. Morphology. **35**.
- Daleq, A., 1920. Le cycle saisonnier du testicule de l'Orvet. Cpt. rend. soc. biol. **83**. S. 820—821.
- Daleq, A., 1920. Note sur la spermatogénèse de l'Orvet. Cpt. rend. soc. biol. **83**. S. 1302—1304.
- Federley, H., 1919. Beiträge zur Kenntnis der Säugetiergametogenese. I. Die Spermatogenese von *Mus silvaticus* L. Acta Societatis Scient. fennicae. **48**. 37 S. 1 Taf. 1 Textf.
- Firket, J., 1920. Recherches sur l'organogénèse des glandes sexuelles chez les oiseaux Pt. 2: Chap. VII—X. Arch. biol. **30**. S. 393—516.
- Goldschmidt, R., 1920. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. II. Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygotische ist. Archiv für Zellforschung. **15**. S. 283—290. 3 Textf.
- Goldschmidt, R., 1920. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. III. Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen. Archiv für Zellforschung. **15**. S. 291—300. 2 Textf.
- Goldschmidt, R., 1921. Ein Beitrag zur Analyse der Doppelmißbildungen. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 654—667. 12 Textf.
- Goodale, H. D., 1917. Further data on the relation between the gonads and the soma of some domestic birds. Anat. Record. **11**. S. 512—514.
- Goodale, H. D., 1907. Crossing over in the sex chromosome of the male fowl. Science N. S. **46**. S. 213.
- Hartman, M. T., 1920. Chromosome studies in Tettigidae. II. Chromosomes of Paratette BB and CC and their hybrid BC. Biological Bulletin. **38**. S. 213—226. 1 Taf.
- Hegner, R. W., 1920. The relation between nuclear number, chromatin mass, cytoplasmic mass, and shell characteristics in four species of the genus *Arcella*. Journ. Exp. Zool. **30**. S. 1—95. 47 Textf.
- Heilbrunn, L. V., 1920. An experimental study of cell-division. I. The physical conditions which determine the appearance of the spindle in sea-urchin eggs. Journ. Exp. Zool. **30**. S. 211—237.

- Hertwig, P., 1920. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. Arch. mikr. Anat. **94**. S. 303—337. 1 Taf.
- Hogben, L. T., 1920. On certain nuclear Phenomena in the Oocytes of the gall fly *Neuroterus*. Journ.-Linnean Soc. **34**. S. 327—334. 2 Textf.
- Hogben, L. T., 1921. Studies in Synapsis II. Parallel conjugation and the Prophase complex in *Periplaneta* with special reference to the Pre-meiotic Telophase. Proc. Roy. Soc. London. B. Vol. 91. S. 305—329. 3 Taf.
- Hogben, L., 1921. Studies in Synapsis III. The Nuclear organisation of the Germ cells in *Libellula depressa*. Proc. Roy. Soc. London. B. 92. S. 60—80. 4 Taf.
- Kirkham, W. B., 1917. Embryology of the yellow mouse. Anat. Rec. **11**. S. 480—481.
- Kohn, A., 1920. Der Bauplan der Keimdrüsen. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 95—118. 1 Taf. 7 Textf.
- Krüger, P., 1920. Studien an Cirripeden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. S. 105—158. 5 Taf. 13 Textf.
- Kuntz, A., 1921. Degenerative changes in the seminal epithelium and associated hyperplasia of the interstitial tissue in the mammalian testis. Endocrinology. **5**.
- Kuschakewitsch, S., 1921. Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. II. Die Spermatogenese von *Cerithium vulgatum* L. Arch. f. Zellforschung. **15**. S. 313—369. 4 Taf. 7 Textf.
- Lécaillon, 1920. Sur les oeufs intermédiaires entre les oeufs d'été et les oeufs d'hiver qui se produisent chez le bombyx du mûrier. Cpt. rend. l'acad. des sciences Paris. **170**. S. 1085—1086.
- Lee, A. B., 1920/21. The structure of certain Chromosomes and the Mechanism of their Division. Quart. Journ. Micr. Sc. **65**. S. 1—32. 2 Taf.
- Lillie, F. R., 1921. Studies of fertilization. VIII. On the measure of associated species of the sea-urchin, genus *Strongylocentrotus*. Biol. Bull. **40**.
- Lillie, F. R., 1921. Studies of fertilization. IX. On the question of superposition of fertilization on parthenogenesis in *Strongylocentrotus purpuratus*. Biol. Bull. **40**.
- Lisi, L. de, 1921. Über die Funktion der Hoden und des Eierstocks der Schildkröten. Arch. Entw.-Mech. **47**. S. 617—626.
- Metz, Ch. W. and Nonidez, J. F., 1921. Spermatogenesis in the fly, *Asilus sericeus* Say. Journ. exp. Zool. **32**. S. 165—181. 2 Taf.
- Minoura, T., 1921. A study of testis and ovary grafts on the hen's egg and their effects on the embryo. Journ. Exp. Zool. **33**. S. 1—62. 10 Taf. 1 Textf.
- Moore, C. R., 1921. On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. III. Artificial hermaphroditism in rats. Journ. Exp. Zool. **33**. S. 129—172. 15 Textf.
- Newman, H. H., 1921. On the development of the spontaneously parthenogenetic eggs of *Asterina (Patiria) miniata*. Biol. Bull. **40**.

- Nonidez, J. F.**, 1920/21. Studies on the gonads of the fowl. I. Hematopoietic processes in the gonads of embryos and mature birds. *Amer. Journ. Anat.* **28**. S. 80—113. 3 Taf.
- Parmenter, C. L.**, 1920. The Chromosomes of parthenogenetic frogs. *The Journ. of Gen. Physiol.* **2**. S. 205, 206.
- Philipschenko, J.**, 1917. Sur les spermatozoïdes des animaux domestiques. Comm. préliminaire (russ. u. franz.). *Revue zoologique russe.* **2**. S. 138—144.
- Przibram, H.**, 1921. Temperaturunabhängigkeit der weiblichen Periode und Gravidität bei Ratten, *Mus decumanus* und *Mus rattus*. (Die Umwelt des Keimplasmas VII.) *Arch. Entw.-Mech.* **48**. S. 166—204.
- Russo, A.**, 1920. I prodotti del metabolismo nelle ova ovariche e tubariche della coniglia. *Riv. biol.* **2**. S. 173—191.
- Schitz, V.**, 1920. Sur la spermatogenèse chez *Murex trunculus* L., *Aporrhais pes pelicani* L., *Fucus* sp. et *Nassa reticulata* L. *Arch. de zool. exp. et gén.* **59**. S. 477—508.
- Schmincke, A. und Romeis, B.**, 1920. Anatomische Befunde bei einem männlichen Scheinzwitter und die Steinachsche Hypothese über Hermaphroditismus. *Arch. Entw.-Mech.* **47**. S. 221—238. 4 Textf.
- Schrader, F.**, 1921. Peculiar chromosomal phenomena in a homopteran. *Biol. Bull.* **40**.
- Seiler, J.**, 1920. Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeporia tubulosa* Retz. *Arch. f. Zellforschung.* **15**. S. 249—268. 1 Taf. 2 Textf.
- Shaffer, E. L.**, 1920. A comparative study of the chromosomes of *Lachnosterna* (Coleoptera). *Biol. bull. of the marine biol. laborat.* **38**. S. 83 bis 103.
- Shaffer, E. L.**, 1920. The germ cells of *Cicada* (Tibicen) septemdecim (Homoptera). *Biol. Bull.* **38**. S. 404—474, 9 Taf. 3 Textf.
- Shaffer, E. L.**, 1920. A comparative study of the chromosomes of *Lachnosterna* (Coleoptera). *Biol. Bull.* **38**. S. 83—102. 3 Taf. 2 Textf.
- Siperstein, D. M.**, 1921. The effects of acute and chronic inanition upon the development and structure of the testis in the albino rat. *Anat. Rec.* **20**.
- Stieve, H.**, 1920. Die inkretorische Tätigkeit der Keimdrüsen und ihr Einfluß auf die Gestaltung des Körpers. *Die Naturwissenschaften.* 1. Jahrg. S. 895—903.
- Stieve, H.**, 1920. Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolms (*Proteus anguineus*). I. Teil. Die Spermatocytogenese. *Arch. mikr. Anat.* **93**. II. Abt. S. 141—313. 7 Taf. 16 Textf.
- Stieve, H.**, 1921. Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzweischzellen. Eine Kritik der Steinachschen „Pubertäts-Drüsenlehre“. *Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch.* **23**. S. 1—249.
- Stieve, H.**, 1921. Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolms (*Proteus anguineus*). II. Die Wachstumsperiode der Oozyte. *Arch. mikr. Anat.* **95**. Abt. II. S. 1—202. 7 Taf. 1 Textf.
- Sturtevant, A. H.**, 1920. The vermilion gene and gynandromorphisme. *Proc. of the soc. f. exp. biol. a. med. New York.* **17**. S. 70—71.

- Swingle, W. W.**, 1921. The germ cells of anurans. I. The male sexual cycle of *Rana catesbeiana* larvae. Journ. exp. Zool. **32**. S. 235—332. 15 Taf. 2 Textf.
- Tennent, D. H.**, 1920. Evidence on the nature of nuclear activity. Proc. Acad. Sci. **6**. S. 217—221.
- Willier, B.**, 1921. Structures and homologies of free-martin gonads. Journ. Exp. Zool. **33**. S. 63—128. 18 Textf.
- Woodsdalek, J. E.**, 1920. Studies on the cells of cattle with special reference to spermatogenesis, oogonia and sex-determination. Biol. Bull. **38**. S. 290—316. 5 Taf. 1 Textf.

c) Mensch.

- Benda, C.**, 1921. Bemerkungen zur normalen und pathologischen Histologie der Zwischenzellen des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. Frauenk. u. Eugenetik. **7**. S. 30—40.
- Broman, J.**, 1921. Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen. München u. Wiesbaden. J. Bergmann. 1. u. 2. Aufl. **1**. 354 S. 3 Taf. 208 Textf.
- Friedenthal, H.**, 1921. Über die Bildung der menschlichen Geschlechtszahlen und die Vorgeschichte der menschlichen Leibesentwicklung. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **13**. S. 257—276.
- Marcus, H.**, 1921. Über die Struktur des menschlichen Spermiums. Arch. f. Zellforschung. **15**. S. 445—448. 2 Textf.
- Novak, J.**, 1921. Die Beziehungen zwischen Ovulation und Menstruation, sowie die sich daraus ergebenden Folgerungen über die Altersbestimmung von Feten und über die wahre Schwangerschaftsdauer. Biol. Centralbl. **41**. S. 1—35.

V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Sociologie und Medizin.

a) Pflanzen.

- Babcock, E. B.**, 1917. Selecting corn seed. Cal. Agric. Exp. St. Circ. **180**. 7 S. 3 Textf.
- Baroulina**, 1921. On the resistance of cereals to winter-cold (russ. mit engl. Resumé). Annals of Agric. Faculty Saratow Univers. **1**. S. 1—16.
- Baumann, E.**, 1920. Beiträge zur Frage der Individual- und der Immunitätszüchtung bei der Kartoffel. Journ. f. Landwirtschaft. **68**. 145 S. 2 Taf. 1 Textf.
- Baur, E.**, 1921. Wissenschaft und Praxis in der Obstzüchtung. Obstbauliche Zeitfragen. S. 70.
- Baur, E.**, 1921. Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin, Gebr. Borntraeger. 115 S. 8°. 6 Taf. 11 Textf.
- Berg, S. O.**, 1921. Weibulls Standardhvete. W. Weibulls illustrerade Årsbok. S. 8—17. 1 Textf.
- Bowman, H. H. M.**, 1920. Deterioration in some horticultural varieties through deficient artificial selection. Journ. Heredity. **11**. S. 380—383.

- Bredemann, G., 1920. Referat über die Erfahrungen im feldmäßigen Nesselbau und über neuere Forschungen auf dem Gebiete der Nesselkultur und der Nesselzüchtung. Berlin, Nessel-Anbau-Ges. 21 S.
- Collins, E. J., 1918. Potatoe breeding. Gard. Chron. **64**. S. 226.
- Collins, G. N. and Kempton, J. H., 1917. Breeding sweet corn resistant to corn earworm. Journ. Agr. Res. **11**. S. 549—572.
- Coville, F. V., 1920. A new hybrid — The Katharine blueberry. Journ. Heredity. **11**. S. 338. 1 Textf.
- Crane, M. B., 1921. Experiments in breeding plums, with a note on peaches. The Journal of Pomology. **2**. S. 137—206. 5 Taf. 3 Textf.
- Crandall, C. S., 1920. Observations on characters of forms of Malus. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. **16**. S. 131—135.
- Curtis, K. M., 1921. The life-history and cytology of Synchytrium endobioticum (Schilb.), Perc., the cause of wart disease in Potato. Phil. Trans. Royal Society London. B **210**. S. 409 bis 478. 5 Taf.
- Deane, W. and Fernald, M. L., 1920. A new albino raspberry. Rhodora. **22**. S. 112.
- Detjen, L. R., 1920. The Herald — new type of prune. Journ. Heredity. **11**. 8. 253—258. 5 Textf.
- Durst, C. E., 1918. Tomato selection for Fusarium resistance. Phytopathology. **8**. S. 80.
- East, E. M. and Jones, D. F., 1919. Inbreeding and outbreeding, their genetic and sociological significance. Monographs on exp. biology, J. B. Lippincott Co. Phil. and London. 285 S. 46 Illust.
- Fischer, W., 1919. Die Brennfleckenkrankheit der Bohnen. Fühlings landw. Ztg. **68**. S. 241—259.
- Fleischmann, R., 1921. Beiträge zur Leinzüchtung. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. Heft 1. S. 26—43.
- Fruwirth, C., 1921. Zur Inzuchtfrage bei Roggen. Illustr. landw. Ztg. **41**. Jahrg. S. 33.
- Gaines, E. F., 1920. The inheritance of resistance to rust or stinking smut of wheat. Journ. Am. Soc. Agron. **12**. S. 124—132.
- Galloway, B. T., 1920. Some promising new pear stocks. Journ. Heredity. **11**. S. 25—32.
- Goodman, C. W., 1917. Selecting and testing seed corn. Texas Dept. Agric. Bull. **53**. 23 S. 10 Textf.
- Gough, G. C., 1920. Wart disease of Potatoes. Journ. Roy. Hort. Soc. **45**. S. 301—312.
- Gowen, J. W., 1920. Self sterility and cross sterility in the apple. Maine Agr. Exp. Sta. Bull. **387**. S. 61—88.
- Hansen, W., 1921. Betrachtungen über Erbsenzucht. Dtsch. Landw. Presse. **48**. Jahrg. S. 135.
- Hayes, H. K., Parker, J. H. and Kurtzweil, C., 1920. Genetics of rust resistance in crosses of varieties of Triticum vulgare with varieties of Triticum durum and Triticum dicoccum. Journ. Agr. Research. **19**. S. 523—541. 6 Taf.

- Heribert-Nilsson, N.**, 1921. Weibulls Stormråg och Stormråg II. W. Weibulls illustrerade Årsbok. S. 18—22. 2 Textf.
- Heuster, C.**, 1919. Over de selectie van Hevea brasiliensis Müll. Arg. Mededeel. Algem. Proefstation A. V. R. O S. Rubberserie. 21. 9 S. 6 Textf.
- Honing, J. A.**, 1920. Selectieproeven met Deli-tabak IV. Mededeel. Deliproefst. Medan. Tweede Serie Nr. 10. S. 43—62.
- Honing, J. A.**, 1920. De makelaarsbeoordeeling te Amsterdam van een deel der selectietabak von oogst 1918. Mededeel. Deliproefstation Medan. Tweede Serie Nr. 10. S. 63—66.
- Hume, A. N.**, 1920. A system for breeding corn or gregarious animals. Journ. Heredity. 11. S. 191—192.
- Jensen, E.**, 1921. Om vore rodfrugtformers befrugtningsforhold (english summary). Kg. Veterinaer og Landbohøjskole Aarsskrift. S. 180—218.
- Jørgensen**, 1921. Om bestøvnings og befrugtningsforhold hos nogle Graesmarksbaelgplanter med henblik paa deres forædling (english summary). Kgl. Veterinaer og Landbohøjskole Aarsskrift. S. 218—245.
- Lee, H. Atherton and Scott, L. B.**, 1920. Are Valencia oranges from China? Journ. Heredity. 11. S. 329—333.
- Ljung, E. W.**, 1921. Svalöfs Ståråg. Sveriges Utsädesförenings tidskrift. S. 95—101.
- L. J. C.**, 1920. The laws of hybridizing discovered by Richard Diener. Science, N. S. 52. S. 492—494.
- Matthews, J. R.**, 1920. Hybridism and Classification in the Genus Rosa. The New Phytologist. 19, Nr. 7 u. 8. S. 153—171. 2 Taf.
- Moore, R. A. and Graber, L. F.**, 1919. Alfalfa in Wisconsin. Agr. Exp. Stat. Univ. Wisconsin Bull. 308. 34 S. 21 Textf.
- Poenicke, W.**, 1921. Über vegetative Zucht und Neuheitenzüchtung im Obstbau. Obstbauliche Zeitfragen. S. 62—70.
- Poenicke, W.**, 1921. Über vegetative Zucht und Neuheitenbildung im Obstbau. Sonderschrift I d. Dtsch. Obstbau-Ges. 8 S.
- Richey, F. D.**, 1920. The inequality of reciprocal corn crosses. Journ. Am. Soc. Agron. 12. S. 186—196.
- Roemer, Th.**, 1920. Familienzucht und Vererbung, besonders bei Zuckerrüben. Fühl. Landw. Ztg. 69. S. 441—449.
- Salaman, R. N.**, 1921. The influence of size and character of seed on the yield of potatoes. Journ. Ministry of Agr. 28. 6 S. 2 Taf.
- Saunders, E. R.**, 1921. Doubling in Stocks. The Gard. Chron. 70, Nr. 1802. S. 20.
- Schaffnit, E.**, 1920. Untersuchungen über die Brennfleckenkrankheit der Bohnen. Mitt. d. D. L.-G.
- Scharnagel, Th.**, 1920. Ein wichtiges Auslesemoment bei der Weizenleistungszüchtung. Illustr. Landw. Ztg. 40. Jahrg. S. 357.
- Shamel, A. D.**, 1918. Lemon orchard from buds of single selected tree. Journ. Heredity. 9. S. 319—320. 1 Textf.
- Snell, K.**, 1921. Systematik der Kartoffelsorten. Fühlings Landw. Zeitung. 70. S. 14—19.

- Snell, K.**, 1921. Kartoffelsorten. Vorarbeiten zu einer allgemeinen und speziellen Sortenkunde. Arb. Forschungsinstitutes f. Kartoffelbau. H. 5. 79 S. 8^o. 2 Taf. 10 Textf.
- Stout, A. B.**, 1920. The aims and methods of plant breeding. Journ. N. Y. Bot. Gard. **21**. S. 1—16.
- Stout, A. B.**, 1920. A graft-chimera in the apple. Journ. Heredity. **11**. S. 233—237. 1 Textf.
- Tammes, T.**, 1920. Der blaublühende und der weißblühende Flachs und ihre Bedeutung für die Praxis. Mitt. Forsch.-Inst. Sorau d. Verb. dtsh. Leinen-Industrieller. **2**. S. 77.
- Tedin, H.**, 1921. Svalöfs Gyllenärt. En ny gulfröig Kokärt. Sveriges Utsädesförenings tidskrift. **31**. S. 23—27.
- Tedin, H.**, 1921. Plant breeding in Sweden. The Swedish Nation in word and picture. S. 117—127.
- Tornau, Göttingen**, 1921. Die Anwendung der Mendelschen Regeln in der Praxis der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Illustr. Landw. Ztg. 41. Jahrg. S. 249 u. 258.
- Vavilov, N. J.**, 1920. Report of the III^d All-Russian Conference on Plant breeding (russ.). Saratow. 110 S.
- Webber, H. J.**, 1930. The improvement of root stocks used in fruit propagation. Journ. Heredity. **11**. S. 290—299. 5 Textf.
- Westermeyer, K.**, 1921. Das Blattgrün als neuer Faktor in der Pflanzenzüchtung an der Hand von Untersuchungen an Weizensorten. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **8**. S. 14—25.
- Whipple, O. B.**, 1920. Line selection work with potatoes. Journ. of Agr. Research. **19**. S. 542—573.
- Zade, A.**, 1921. Werdegang und Züchtungsgrundlagen der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Aus Natur und Geisteswelt. 766. Bd. Teubner, Leipzig u. Berlin. 104 S. 30 Textf.
- Zade, A.**, 1920. Züchtung auf Halmfestigkeit. Fühl. Landw. Ztg. **69** S. 449—457.

b) Tiere.

- Ball, E. D. and Alder, B.**, 1917. Breeding for egg production. II. Seasonal-distribution of egg production. Utah Agr. Exp. St. Bull. 149. 71 S. 29 Textf.
- Branford, R.**, 1917. Some breeding statistics. Agr. Journ. India. **12**. S. 573—578.
- Burch, D. S.**, 1920. Heredity and economical production of food. Journ. Heredity. **11**. S. 7—11. 2 Textf.
- Bush-Brown, H. K.**, 1920. Heredity in horses. Journ. Heredity. **11**. S. 215 bis 227. 12 Textf.
- Detlefsen, J. A.**, 1920. A herd of albino cattle. Journ. Heredity. **11**. S. 378—379. 2 Textf.
- East, E. M. and Jones, D. J.**, 1919. Inbreeding and outbreeding, their genetic and sociological significance. Monographs on exp. biology. J. B. Lippincott Co. Philadelphia London. 285 S. ill.

- Euren, H. F.**, 1918. The heredity of dual-purpose cattle. A. D. Euren. Norwich, Engl. 96 S.
- Gowen, John W.**, 1920. Studies in milk secretion. V. On the variations and correlations of milk secretion with age. *Genetics*. 5. S. 111 bis 188. 9 Textf.
- Gowen, John W.**, 1920. Studies in milk secretion. VI. On the variations and correlations of butter-fat percentage with age in Jersey cattle. *Genetics*. 5. S. 249—324. 8 Textf.
- Gowen, John W.**, 1920. Inheritance in crosses of dairy and beef breeds of cattle. II. On the transmission of milk yield to the first generation. *Journ. Heredity*. 11. S. 300—316.
- Gowen, John W.**, 1920. Inheritance in crosses of dairy and beef breeds of cattle. III. Transmission of butter-fat percentage to the first generation. *Journ. Heredity*. 11. S. 365—376. 8 Textf.
- Hammond, T.**, 1920. On the relative growth and development of various breeds and crosses of cattle. *Journ. Agr. Sci.* 10. S. 253—289. 6 Taf.
- Hansen, J.**, 1920. Puschs Lehrbuch der allgemeinen Tierzucht. F. Enke, Stuttgart. XX + 604 S. 8°. 235 Textf.
- Heuseler**, 1921. Die Mendelsche Lehre und ihre Bedeutung für die praktische Tierzucht. 54. Flugschr. Dtsch. Ges. Züchtungskund. 43 S.
- Huff**, 1921. Über den Einfluß der Inzucht auf die Leistungen des Vollblutpferdes. *Fühlings Landw. Ztg.* 70. Jahrg. S. 47.
- Hunie, A. N.**, 1920. A system of breeding corn or gregarious animals. *Journ. Heredity*. 11. S. 191—192.
- Inglis, R. and Mackenzie, T.**, 1921. Highland Ponies. *Scottish Journ. of Agr.* 4, Nr. 2. S. 148—154. 2 Taf.
- Jones, J. M.**, 1917. Sheep breeding and feeding. *Texas Sta. Bull.* 205. 24 S. 5 Textf.
- Kent, O. B.**, 1917. How to select laying hens. *New York State Coll. Agr. Cornell Univ. Bull.* 21. S. 23—33. 5 Taf. 9 Textf.
- Kronacher, C.**, 1920. Allgemeine Tierzucht. II. Abt. (Fortpflanzung — Variation und Selektion — Vererbung.) Berlin, Parey. 203 S. gr. 8°. 1 Taf. 48 Textf.
- Lamon, A. M.**, 1917. Value of breeding from selected stock. *Journ. Massach. Poultry Soc.* 1. S. 15—16; 24; 31—32.
- Levine, C. O.**, 1920. Swine, sheep and goats in the orient. *Journ. Heredity*. 11. S. 116—124. 6 Textf.
- Lewis, H. R.**, 1917. Selection. The basis of improving the poultry flock. *New Jersey State Hints to Poultrymen*. 5. S. 1—4.
- Lippincott, W. A.**, 1920. A hen which changed color. *Journ. Heredity*. 11. S. 342—348. 7 Textf.
- Lippincott, W. A.**, 1920. Improving mongrel form flocks through select standard-bred cockerels. *Kansas Agr. Sta. Bull.* 223. 48 S. 30 Textf.
- Mac Innes, I. T.**, 1918. The testing of pure-bred cows in New South Wales. *Journ. Heredity*. 9. S. 307; 335.
- Mac Neilage, A.**, 1921. Scottish pure-bred Live Stock. VI. The Clydesdale Horse. *Scottish Journ. Agr.* 4. S. 31—47. 4 Taf.

- McCandlish, A. C.** Environment and breeding as factors influencing milk production. *Journ. Heredity.* **11.** S. 204—214. 11 Textf.
- Murphy, L.**, 1917. Fourth Irish egg-laying competition 1915—1916. Supplementary report on the noncompeting pens, with some notes on the breeding of Rhode Island Reds for egg production. *Journ. Dept. Agr. and Tech. Instr. Ireland.* **17.** S. 280—289.
- Pearl, R.**, 1920. A contribution of genetics to the practical breeding of dairy cattle. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6.** S. 225—233. 1 Textf.
- Ritzman, E. G.**, 1920. Breeding earless sheep. *Journ. Heredity.* **11.** S. 238 bis 240. 4 Textf.
- Robertson, E.**, 1921. Notes on breeding for increase of Milk in Dairy cattle. *Journ. Genetics.* **11.** S. 79—90. 8 Textf.
- Slye, M., Holmes, H. F. and Wells, H. G.**, 1920. Primary spontaneous tumors of the ovary in mice. Studies on the incidence and inheritability of spontaneous tumors in mice. Fourteenth communication. *Journ. of Cancer Research.* **5.** S. 205—226. 5 Taf.
- Spöttel, W. und Tünzer, E.**, 1921. Eigenschaften und Verwendbarkeit der Maultiere. *Flugschr. d. Dtsch. Ges. f. Züchtungskunde* Nr. 53. 99 S.
- Watson, T. A. S.**, 1921. A mendelian Experiment with Aberdeen-Angus and West Highland Cattle. *Journ. Genetics.* **11.** S. 59—68. 1 Taf.
- Wester, J.**, 1921. Eierstock und Ei, Befruchtung und Unfruchtbarkeit bei den Haustieren. Berlin, R. Scholtz. **1.** S. 146. 41 Textf.
- Wildorf, G.**, 1921. Die Ziegenzucht, mit ausführlicher Beschreibung der Ziegenrassen in Deutschland und der Schweiz. 3. Aufl. Berlin, P. Parey. **1.** 352 S. 75 Textf.
- Winkjer, J. G.**, 1918. Cooperative bull associations. U. S. Dept. Agr. *Farmers' Bull.* 993. Washington. 35 S. 7 Textf.

c) Mensch.

- Adkinson, J.**, 1920. The behavior of bronchial asthma as an inherited character. *Genetics.* **5.** S. 363—418. 39 Textf.
- Alfvén, A.**, 1920. Det rashygieniska institutet. Fysisk fostran. **7.** S. 3—6.
- Bauer, J.**, 1921. Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. 2. Auflage. Berlin, J. Springer. 186 S. 63 Textf.
- Baur, E.**, 1920. Den moderna ärtflighetsforskningen betydelse för rashygien och befolkningspolitik. *Svenska läkartidningen.* S. 345—352.
- Bayou, H.**, 1920. Racial and sexual differences in the vermiform appendix. *Anat. Record.* **18.** S. 241—249.
- Bell, A. G.**, 1920. Is race suicide possible? *Journ. Heredity.* **11.** S. 339—341.
- Downey, J. E.**, 1918. Standardized tests and mental inheritance. *Journ. Heredity.* **9.** S. 311—314.
- Edin, A.**, 1921. The swedish church registers and the demographical science. The Swedish Nation in word and picture. S. 95—101.
- Elderton, E. M.**, 1920. On the Inheritance of the Finger Print. *Biometrika.* **13,** S. 57—90.
- Eriksen, A.**, 1920. En dypere forstaaelse av den nordiske race. Den nordiske race. Nr. 1. S. 5—6.

- Federley, H.**, 1920. Ärfthighetens betydelse för folkhälsan in: Folkhälsan i Svensk Finland. Svenska Litt. sällsk. i. Finl. Helsingfors. S. 1—30.
- Fehlinger, H.**, 1919. Zwiegestalt der Geschlechter beim Menschen. Würzburg, C. Kabitzsch. 48 S.
- Fischer, M. H.**, 16. The new hope in heredity. Ohio State Med. Jour. 16. S. 88.
- Flüggen, L.**, 1920. Die rassenbiologische Bedeutung des sozialen Aufsteigens und das Problem der immunisierten Familien. Göttingen, Vandenhoeck u. Ruprecht.
- Hayek, H. v.**, 1921. Immunbiologie — Dispositions- und Konstitutionsforschung — Tuberkulose. Springer, Berlin. 38 S.
- Hoffmann, G. v.** Hvem skal man vaelge til sin hustru? Den nordiske race. Nr. 1. S. 9—10.
- Hultkrautz, J. V. and Bergman, E.**, 1921. The struggle for race-improvement in Sweden. The Swedish nation in word and picture. S. 71—80.
- Humphrey, S. K.**, 1920. The menace of the half man. Journ. Heredity. 11. S. 228—232.
- Huntington, E.**, 1919. World Power and Evolution. New Haven, Conn. Yale University Press. 287 S.
- Key, W. E.**, 1920. Better American families IV. Journ. Heredity. 11. S. 358—363.
- Key, E. W.**, 1920. Heredity and social fitness. Washington, Carnegie Institution Publ. No. 102 S. 2 Stammtaf.
- Larsen, K.**, 1920. Folkeforskning. Den nordiske race. Nr. 1. S. 2—3.
- Laughlin, H. H.**, 1920. Eugenical sterilization in the United States. Social Hygiene. 6. S. 499—532.
- Laughlin, H. H.**, 1921. Eugenics in Germany. Eugenics Review. 3 S.
- Laughlin, H. H.**, 1920. Race assimilation by the pure sire method. Journ. Heredity. 11. S. 259—263. 4 Textf.
- Lundborg, H.**, 1921. Rassenbiologische Übersichten und Perspektiven. Jena, G. Fischer. 43 S.
- Lundborg, H.**, 1921. Ett svenskt rasbiologiskt institut. Svenska läkartidningen. S. 185—193.
- Lundborg, H.**, 1920. En sundare Ras. Den nordiske race. Nr. 1. S. 3—4.
- Mellin, G.**, 1920. Om barnens vård in: Folkhälsan i Svenska Finland. Sv. Litter. Sällsk. i Finland. S. 31—47.
- Mohr, O. L.**, 1921. A Case of Hereditary Brachyphalangy Utilized as Evidence in Forensic Medicine. Hereditas. 2. S. 290—298. 10 Textf.
- Mjoen, J. A.**, 1920. Den nordiske race. Den nordiske race. Nr. 1. S. 1—2.
- Muckermann, H.**, 1920. Die Erbliehkeitsforschung und die Wiedergeburt von Familie und Volk. 2. Aufl. Freiburg, Herder & Co.
- National Birth Rate Commission**, 1920. Problems of Population and Parenthood. London-Chapman and Hall CLXVI + 423 S.
- Naville, F.**, 1917. Étude anatomique du vévraxe dans un cas d'idiotie familiale amaurotique de Sachs. Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. 1.

- Pearl, R.**, 1920. The relative influence of the constitutional factors in the etiology of tuberculosis. *Amer. Review of Tuberculosis*. **4**. S. 688 bis 712. 3 Textf.
- Pearl, R.**, 1920. The effect of the war on the chief factors of population change. *Science*, N. S. **51**. S. 553—556.
- Pearl, R.**, 1920. The relative influence of the constitutional factor in the etiology of tuberculosis. *Amer. Review of Tuberculosis*. **4**. S. 688—712.
- Pearl, R.**, 1920. Certain evolutionary aspects of human mortality rates. *Am. Nat.* **54**. S. 5—44. 2 Textf.
- Schallmayer, W.**, 1920. Vererbung und Auslese. Grundriß der Gesellschaftsbiologie und der Lehre vom Rassedienst. 4. Aufl. Jena, G. Fischer. XVI + 536 S.
- Schauman, O.**, 1921. Eugenic Work in Swedish Finland. The Swedish Nation in word and picture. S. 89—95.
- Siemens, H. W.**, 1920. Über die Ätiologie der Ectopia lentis et pupillae nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Vererbung bei Augenleiden. *Arch. f. Ophthalm.* **103**. S. 359—383. 4 Textf.
- Sommer, P.**, 1917. Friedrich der Große vom Standpunkt der Vererbungslehre. *Sommers Klinik f. Psych. u. nerv. Krankh.* **10**.
- Vaughan, V. C.**, 1920. Sex attraction. St. Louis, C. V. Mosby Co. 44 S.
- Westenhöfer**, 1921. Auswanderung und Heimat-Siedelung vom eugenetischen Standpunkte des Nachkommenschutzes (der Rassenhygiene). *Arch. f. Frauenkunde u. Eugenetik*. **7**. S. 183—205.
- Westerbeek van Eerten, B. J.**, 1920. Eugenetik. Historisch-critisch Overzicht. Dissertatie Utrecht. Varstefeld, 1920. A. A. v. Deutekons Boekdrukkery. 208 S. gr. 8°.
- Woods, F. A.**, 1920. The decline of autocracy and its relation to warfare. *Journ. Heredity*. **11**. S. 33—41. 1 Textf.
- Yule, G. V.**, 1920. The Fall in the Birth rate. Cambridge: The University Press. 30 S.

Paläontologische Literatur.

1. Allgemeines.

- Bather, F. A.**, 1920. Fossils and life. *Science*, N. S. **52**. S. 258—264.
- Berry, Edward W.**, 1920. Paleontology and pragmatism. *Science*, N. S. **52**. S. 529—531.
- Berry, E. W.**, 1919. Present tendencies in paleontology. *Am. Journ. of Sc.* **48**. No. 283. S. 1—12.
- Coleman, A. P.**, 1921. Paleobotany and the Earth's Early History. *Am. Journ. of Sc.* 5. Ser. **1**. S. 315—319.
- Klühn, H.**, 1920. Der Wert der Variationsstatistik für die Paläontologie. *Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* **22**. Heft 2. 218 S. 39 Textf.

- Peyer, B.**, 1919/20. Über Wesen und Ziele der Palaeontologie. Mitt. d. Naturw. Ges. Winterthur. **13**. S. 3—18.
- Stromer, E.**, 1920. Paläozoologisches Praktikum. Berlin, Gebr. Borntraeger. 1. V u. 95 S. 8°. 6 Textf.

2. Faunen.

- Almera, J. und Faura y Sans, M.**, 1920. Enumeració de les especies fossils dels terrenys paleozoics de la provincia de Barcelona. Junta de ciencias nat. de Barcelona, Dep. geol. S. 119—134.
- Bassler, R. S.**, 1915. Bibliographic Index of American Ordovician and Silurian Fossils. Bull. U. S. Nat. Mus. Washington. **92**. 1521 S. 4 Tab.
- Battaglia, R.**, 1917/18. Le industrie e le faune pleistoceniche d'Italia. Riv. di Antropologia, Rom. **22**. S. 193—292.
- Branson, E. B.**, 1916. The Lower Embarras of Wyoming and its Fauna. Journ. of Geology. **24**. S. 639—664. Taf. 1—6.
- Dunbar, C. O.**, 1919. Stratigraphy and Correlation of the Devonian of Western Tennessee. State of Tennessee. State Geol. Surv. Bull. **21**. S. 127. 4 Taf. 11 Textf.
- Dunbar, C. O.**, 1920. New species of Devonian fossils from Western Tennessee. Transact. Connect. Acad. Arts and Sci. **23**. S. 109—158. 5 Taf.
- Fischer, P. J.**, 1921. Eine Pliocänfauna von Seran (Molukken). Centralbl. f. Min. usw. S. 242—251.
- Hay, O. P.**, 1920. Description of some pleistocene vertebrates found in the United States. Proc. U. S. Nation. Museum. **58**. S. 83—146. Taf. 3—11. 4 Textf.
- Hede, J. E.**, 1917. Faunan i Kalksandstenens märgliga bottenlaga söder om Klintehamn på Gotland. Sveriges geol. undersökn., Ser. C. **281**. 2 Taf.
- Hede, J. E.**, 1919. Om några nya fynd av graptoliter inom Gotlands silur och deras betydelse för stratigrafien. Sveriges geol. undersökn., Ser. C. **291**.
- Hede, J. E.**, 1919. Djupborrningen vid Burgvik på Gotland 1915. Palaeontologisk-stratigrafiska resultat. Sveriges geol. undersökn., Ser. C. **298**.
- Hescheler, K.**, 1920. Beiträge zur Kenntnis der Pfahlbautenfauna des Neolithikums. (Die Fauna der Pfahlbauten im Wanwylersee.) Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. **65**. S. 248—321.
- Howell, J. v.**, 1916. The Iron Ore Deposits Near Wankon, Iowa. Darin: Fossils in the ore. (S. 68—70.) Iowa Geol. Survey, Ann. Rep. (1914). **25**. S. 31—92. 2 Fossil-Taf.
- Kew, W. S. W.**, 1920. Cretaceous and Cenozoic Echinoidea of the Pacific Coast of North America. Univ. California, Publ. in Geology. **12**. S. 32—236. Taf. 3—42. 5 Textf.
- Kurek, C.**, 1917. Den forntida utbredningen af Kä

- Mc Learn, F. H.**, 1918. The Silurian Arisaig series of Arisaig, Nova Scotia. Amer. Journ. Sci. New Haven. **45**. S. 126—140.
- Mailleux, E.**, 1914. Note préliminaire sur quelques organismes microscopiques du calcaire de Givet. Bull. Soc. Belge de Géologie. **28**. Proc. verb. S. 108—110.
- Mailleux, E.**, 1919. Découverte d'une faune siegenienne dans les environs de Pepinster. Bull. Soc. Belge de Géol. **29**. Proc. verb. S. 90—91.
- Musper, Fr.**, 1920. Der Brenztaloolith, sein Fossilinhalt und seine Deutung. I. Teil. Jahresh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ. **76**. S. 1—61. 4 Taf. 6 Textf.
- Nielsen, K. B.**, 1920. Inddelingen af Danien 'et i Danmark og Skaane. Meddelelser fra Dansk geologisk Forening. **5**. Nr. 19. S. 1—16.
- Reck, H. und Dietrich, W. O.**, 1921. Ein Beitrag zur geologischen Kenntnis der Landschaft Usaramo in Deutsch-Ostafrika. Centralbl. f. Min. usw. S. 372—379. 3 Textf.
- Rosenkrantz, A.**, 1920. En ny københavnsk Lokalitet for forsteningsførende Paleocaen. (En foreløbig Meddelelse.) Meddelelser fra Dansk geologisk Forening. **5**. Nr. 19. S. 1—10.
- Stefanini, G.**, 1915. Specie nuove del Miocene Veneto. Atti dell' Ac. Veneto-Trentino-Istrian. **8**. S. 151—162.
- Trechmann, C. T. und Woolacott, D.**, 1919. On the Highest Coal-measures or „Zone“ of Anthracomya Phillipsi in the Durham Coalfield. Geol. Mag., Dec. VI. **6**. S. 203—211. Taf. V. 1 Textf.
- Vidal, L. M.**, 1920. Nota sobre tres especies nuevas y dos poco conocidas del eocénico del Pirineo catalán. Bull. de la Inst. Catalana d'Hist. Nat.
- Wilckens, O.**, 1921. Beiträge zur Paläontologie von Patagonien. Mit einem Beitrag von G. Steinmann. N. Jahrb. f. Min. usw. **1**. S. 1—14. Taf. I—III.

3. Foraminiferen.

- Cushman, J. A.**, 1919. Some Pliocene and Miocene Foraminifera of the Coastal Plain of the United States. U. S. Geol. Survey, Bull. **676**.
- Cushman, J. A.**, 1920. The American Species of Orthophragmina and Lepidocyclina. U. S. Geol. Surv., Prof. Paper. **125**. D.
- Schubert, R.**, 1920. Palaeontologische Daten zur Stammesgeschichte der Protozoen. Paläontol. Zeitschr. **3**. S. 129—188.
- Yabe, H.**, 1918. Notes on Operculina-rocks from Japan, with remarks on Nummulites cumingi Carp. Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. Sendai, Japan. Geology. **4**. 25 S. 1 Taf.
- Yabe, H.**, 1918. A Lepidocyclina-limestone from Cebu. Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. Sendai, Japan. Geology. **5**. 15 S. 2 Taf.

4. Spongien und Coelenteraten.

- Carruthers, R. G.**, 1919. A remarkable Carboniferous Coral. Geol. Mag., Dec. VI. **6**. S. 436—441. Taf. 11. 6 Textf.
- Chapman, Fr.**, 1919. On the Discovery of Fossil Hydroid Remains of the Order Calyptoblastea in the Palaeozoic of Victoria, Australia. Geol. Mag., Dec. VI. **6**. S. 550. Taf. 15.

- De Stefani, C.**, 1921. Silicospongie fossile della Liguria occidentale. Atti R. Acad. Nazionale dei Lincei Rom. **30**. S. 167—171.
- Dietrich, W. O.**, 1919. Über sog. Tabulaten des Jura und der Kreide, insbesondere die Gattung *Acantharia* Qu. Centralbl. f. Min. usw. S. 208 bis 218. 2 Textf.
- Dollé, L.**, 1914. Note sur les Graptolithes du „Vall de Ribes“, Pyrénées Orientales (Espagne). Ann. Soc. géol. du Nord. **43**. S. 295—301. Taf. III.
- Hayasaka, J.**, 1917. On a new Hydrozoan Fossil from the Torinosu-Limestone, of Japan. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Sendai, Japan. Geology. **4**. 5 S. 1 Taf.
- Hayasaka, J.**, 1918. Amblysiphonella from Japan and China. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Sendai, Japan. Geology. **5**. 10 S. 2 Taf.
- Heritsch, F.**, 1921. Bemerkungen zu Dietrichs Aufsatz über die sog. Tabulaten des Jura und der Kreide (mit Gegenantwort von W. O. Dietrich). Centralbl. f. Min. usw. S. 30—32.
- Lang, W. D.**, 1919. The Kelestomia: a subfamily of cretaceous Cribrimorph Polyzoa. Quart. Journ. Geol. Soc. **74**. S. 204—220. 12 Textf.
- Morellet, L. u. J.**, 1913. Les Dasycladacées du Tertiaire parisien. Mém. soc. géol. de France. **21**. 43 S. 3 Taf.
- Oppenheim, P.**, 1920. Palaeontologische Miscellaneen III. 1. Über Hydractinien aus den mitteleocänen Tuffen von San Giovanni Ilarione in Venetien. 2. Über ein Erscheinen mesozoischer Typen in der Korallenfauna des mediterranen Alttertiärs. 3. Über eine neue *Cyathoseris* (*C. pachypetala* n. sp.) aus dem Eocän von Barcelona. Z. d. deutsch. geol. Ges., Abh. **72**. S. 145—160. Taf. 4. 3 Textf.
- Pia, J.**, 1919. Katalog der Diploporensammlung des naturhistorischen Museums in Wien. Annalen des naturh. Museums. **33**. 16 S.
- Richardson, L. und Thaker, A. G.**, 1920. On the stratigraphical and geographical distribution of the Sponges of the Inferior Oolite of the West of England. Proc. Geologists' Association. **31**. S. 161—186. Taf. 12 u. 13.
- Robinson, W. J.**, 1917. The relationship of the Tetracoralla to the Hexacoralla. Transact. Connect. Ac. Arts and Sci. **21**. S. 145—200. Taf. 1, 6 Textf.
- Schuchert, Chs.**, 1919. The proper name for the fossil hydroid *Beatricea*. Amer. Journ. of Science. **47**. S. 293—296. 1 Textf.
- Stechow, E.**, 1920. Ein beachtenswertes Hydrozoen-Genus. Centralbl. f. Min. usw. S. 401—405. 2 Textf.
- Vaughan, Th. W.**, 1919. Fossil Corals from Central America, Cuba and Porto Rico, with an account of the American Tertiary, Pleistocene, and Recent Coral Reefs. U. S. Nat. Mus. Bull. **103**. S. 189—524. Taf. 68—152.
- Yakovlev, N. N.**, 1917. Organization of Rugose Corals and Origin of Characteristic Peculiarities. Geol. Mag. London, Dec. VI. **4**. S. 108—115. Taf. VIII. 4 Textf.

5. Echinodermen.

- Bather, F. A.**, 1919. Notes on Yunnan Cystidea. III. *Sinocystis* compared with similar genera. Geol. Mag., Dec. VI. **6**. S. 71—77, 110—115, 255—262, 318—325. Taf. 3, 6. Textf. 31.

- Hawkins, H. L.**, 1919. Morphological studies in the Echinoidea Holoctypoida and their Allies. *Geol. Mag.*, Dec. VI. **6**. S. 442—452. 1 Textf.
- Hawkins, H. L.**, 1921. Note on a Collection of Echinoids from the Limestone-lenticles in the Sand-pits of Shenley Hill. *Geol. Mag.* **58**. S. 57—60.
- Schuchert, Chs.**, 1919. A Lower Cambrian Edrioasterid Stromatocystus walcotti. *Smithson. Miscell. Coll.* **70**. 7 S. 1 Taf. 1 Textf.
- Vogl, V.**, 1919. Notices sur les Brissoides de l'Eocène de la Transsylvanie. *Földtany Közlöny.* **49**. S. 138—139.

6. Bryozoen.

- Canu, F. und Bassler, R. S.**, 1920. North American Early Tertiary Bryozoa. *Smith. Inst. U. S. National Mus. Bull.* **106**. 879 S. 162 Taf. 278 Textf.

7. Brachiopoden.

- Dunbar, C. O.**, 1917. *Rensselaerina*, a new genus of Lower Devonian Brachiopods. *Amer. Journ. Sci. New Haven.* **43**. S. 466—470. Taf. 2.
- Dunbar, C. O.**, 1919. Stratigraphy and correlation of the Devonian of Western Tennessee. *State of Tennessee, State Geol. Surv. Bull.* **21**. S. 127. 4 Taf. 11 Textf.
- Leidhold, Cl.**, 1920. Beitrag zur genaueren Kenntnis und Systematik einiger Rhynchonelliden des reichsländischen Jura. *N. Jahrb. f. Min. usw., Beilageband.* **44**. S. 343—368. Taf. IV—VI. 1 Textf.
- Mailleux, E.**, 1914. Observations sur *Cyrtina undosa* Schnur sp. et description d'une variété nouvelle. *Bull. Soc. Belge de Géol.* **28**. Proc. verb. S. 26. 4 Textf.
- Price, W. Armstrong**, 1920. A Pocono brachiopod fauna. *Science, N. S.* **51**. S. 146—147.
- Richter, R. u. E.**, 1920. Über zwei gesteinsbildende *Spirifer*-Arten des Wetteldorfer Sandsteines. *Jahrb. Nassau. Ver. f. Naturkde.* **72**. S. 26—39. 3 Textf.
- Thomson, J. A.**, 1919. Brachiopod Nomenclature. *Geol. Mag.*, Dec. VI. **6**. S. 371—374, 411—413.

8. Mollusken.

- Mars, J. E.**, 1920. The pleistocene deposits around Cambridge. *Quart. Journ. Geol. Soc. London.* **75**. S. 204—244. 1 Taf. 10 Textf.
- Schröder, R.**, 1915. Die Conchylien des Münchener Gebiets vom Pleistozän bis zur Gegenwart. *Nachrichtsbl. d. deutsch. Molakozool. Ges.* **47**. S. 97—133, 145—195.
- Tesch, P.**, 1915 u. 1920. Jungtertiäre und quartäre Mollusken von Timor. Teil I u. II. *Paläontol. v. Timor, unter Mitwirkg. v. Fachgen. hrsg. v. Joh. Wanner.* **5**. S. 1—70. Taf. 73—82. **8**. S. 41—221. Taf. 129 bis 140.
- Wohlstadt, R.**, 1920. Die Molluskenfauna der diluvialen Travertine von Bilzingsleben bei Kindelbrück und Osterode bei Hornburg. *Arch. f. Molluskenkunde.* **52**. S. 178—183.

a) Lamellibranchiaten.

- Brill, Rich.**, 1921. *Aucella Bronni* im schwäbischen Jura. Centralbl. f. Min. usw. S. 379—381. 4 Textf.
- Böse, E.**, 1919. On a new *Exogyra* from the Del Rio Clay and some observations on the evolution of *Exogyra* in the Texas Cretaceous. Univers. Texas Bull. 1902. S. 1—22. 5 Taf.
- Klinghardt, F.**, 1921. Die Rudisten. Vergleichende Anatomie und Biologie der Rudisten (dazu stratigraphischer Anhang) nebst Gedanken über zoologisch-paläontologische Probleme. Teil IV. Atlas und eingehende Figurenbeschreibung. Archiv für Biontologie. 5. Heft 1. 24 Taf. mit 350 Figuren.
- Mailleux, E.**, 1919. Note sur quelques groupes de Mollusques acéphales des terrains paléozoïques. Bull. soc. belge de géol. 29. Proc. verb. S. 140 bis 150. 2 Textf.
- Papp, S.**, 1915. Das neue Vorkommen der pannonischen Petrefakten *Congerina spathulata* Partsch und *Limnocardium Penslii* Fuchs in Ungarn und die auf dieselben bezügliche Literatur. Földtani Közlemény. 45. S. 311—315. 1 Taf.
- Regineck, H.**, 1917. Die pelomorphe Deformation bei den jurassischen Pholadomyen und ihr Einfluß auf die bisherige Unterscheidung der Arten. Abh. Schweiz. paläont. Ges. 42. 67 S. 4^o. 4 Taf.

b) Gastropoden.

- Annandale, N.**, 1920. Observations on „*Physa Prinsepianae*“ Sowerby and on a Clionid Sponge that burrowed in its Shell. Rec. Geol. Surv. India. 51. S. 50—64. Taf. 4—5.
- Annandale, N.**, 1919. The Gastropod Fauna of Old Lake-Beds in Upper Burma. Rec. Geol. Surv. India. 50. S. 209—240. Taf. 31—33.
- Baker, F. C.**, 1920. Animal life in Loess deposits near Alton, Illinois, with descriptions of two new varieties of Land shells from the same deposits. The Nautilus. 34. S. 61—66.
- Bartsch, P.**, 1920. The West American Mollusk of the Families Rissoellidae and Sinceratidae, and the Rissoid Genus *Barleeia*. Proc. U. S. National Mus. 58. S. 159—176. Taf. 12—13.
- Cobbold, E. S.**, 1919. Cambrian Hyolithidae, etc. from Hartshill in the Nuneaton District, Warwickshire. Geol. Mag. Dec. VI. 6. S. 149—158. Taf. 4.
- Henderson, J. B., u. Bartsch, P.**, 1920. A classification of the american operculate land mollusk of the family Annulariidae. Proc. U. S. State Mus. Wash. 58. S. 49—82.
- Wenz, W.**, 1920. Über das Vorkommen von *Cepaea eversa* Hartet (Boissy) in den schwäbischen Silvanaschichten und seine Bedeutung für deren Gliederung. Senckenbergiana. 2. S. 151 ff. 9 Textf.
- Wenz, W.**, 1920. Die Ellobiiden des Mainzer Beckens. Senckenbergiana. 2. S. 189—192. 4 Textf.
- Wilekens, R.**, 1920. Neue Gastropodenfunde im mittleren Buntsandstein des Leinetales. Z. d. deutsch. geol. Ges. Monatsb. 72. S. 281—285.
- Wohlstadt, R.**, 1919. *Buliminus (Mastus) bielzi* Kim. im deutschen Pleistozän. Nachrbl. Deutsch. Malakozool. Ges. S. 158—160.

c) Cephalopoden.

- Buckman, S. S., 1921. Type Ammonites. London. Part. **25**. S. 31—32. 15 Taf.
- Prell, H., 1921. Über die Schale von *Spirula* und ihren Verwandten. Centralbl. f. Min. usw. S. 183—190 und 215—222. 5 Textf.
- Prell, H., 1921. Die biologische Bedeutung der Mündungsverengung bei *Phragmoceras*. Centralbl. f. Min. usw. S. 303—315. 6 Textf.
- Ronchadzé, J., 1917. *Perisphinctes* de l'Argovien de Chézery, et de la Faucille. Abh. Schweiz. paläont. Ges. **43**. 70 S. 6 Taf. 29 Textf.
- Rüger, L., 1921. Die Rhyncholithen des deutschen Lias. Jahresb. u. Mitt. Oberrh. geol. Ver. N. F. **10**. S. 37—46. 6 Textf.
- Salfeld, H., 1921. Kiel- und Furchenbildung auf der Schalenaußenseite der Ammonoiden in ihrer Bedeutung für die Systematik und Festlegung von Biozonen. Centralbl. f. Min. usw. S. 343—347.
- Schulz, Fr., 1920. Farbreste auf der Schalenoberfläche eines Trocholithes. Z. d. deutsch. geol. Ges. Monatsb. **72**. S. 181—185. 3 Textf.
- Spath, L. T., 1919. Notes on Ammonites. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 27—35, 65—71, 115—122, 170—177, 220—225.
- Stieler, C., 1920. Über sogenannte Mortoniceraten des Gault. Centralbl. f. Min. usw. S. 345—352, 392—400. 9 Textf.
- Stolley, E., 1920. Neue Beiträge zur Kenntnis der norddeutschen oberen Kreide. V. Über Gault und Tourtia bei Lüneburg und Helgoland, sowie die Belemniten der norddeutschen Tourtia überhaupt. Jahresb. d. Nieders. geol. Ver. **13**. S. 45—71. Taf. 1.

9. Würmer und Arthropoden.

- Bischoff, H., 1916. Bernsteinhymenopteren. Schriften d. phys.-ökon. Ges. Königsberg. **56**. 1915. S. 139—144. 4 Textf.
- Calman, W. T., 1919. Dr. C. D. Walcott's Researches on the Appendages of Trilobites. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 359—363. Taf. VIII. 1 Textf.
- Clarke, J. M., 1918. Possible Derivation of the Lepadid Barnacles from the Phyllopods. Proc. Nat. Acad. Sci. Washington. **4**. S. 384—386.
- Clarke, J. M., 1919. *Bunaia Woodwardi*, a new Merostome from the Silurian Waterlimes of New York. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 531—532. Taf. 14.
- Etheridge, R. jun., 1917. Descriptions of some Queensland Paleozoic and Mesozoic Fossils. Geol. Surv. Queensland. **260**. 26 S. 3 Taf.
- Hennig, E., 1920. Neue Phyllocariden und Isopoden aus rheinischem Unterdevon (Bundenbacher Schiefer). Z. d. deutsch. geol. Ges. Monatsb. **72**. S. 292—293.
- Jackson, J. W., Brade-Birks, H. K. u. Brade-Birks, S. G., 1919. Notes on Myriopoda. XIX. A Revision of some Fossil Material from Sparth Bottoms, Lancs. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 406—411. Taf. 9. 3 Textf.
- Jaekel, O., 1920. Über einen neuen Phyllocariden aus dem Unterdevon der Bundenbacher Dachschiefer. Z. d. deutsch. geol. Ges. Monatsb. **72**. S. 290—292. 1 Textf.

- Klouček, C., 1917. Über die $d_{1\gamma}$ -Schichten und ihre Trilobitenfauna. Bull. internat. de l'Acad. d. Sciences de Bohême, Prag. **21**. S. 1—16. Taf. 1.
- Klouček, C., 1914. Nález trilobitů v $d_{1\alpha}$ (mit deutsch. Auszug) Trilobitenfund in $d_{1\alpha}$. Zvláštní otisk z věstníku kr. české společnosti náuk v Praze, Prag. S. 1—5.
- McLearn, F. H., 1918. Revision of some Phacopid Genera. Ottawa Naturalist. **32**. S. 31—36.
- Maillieux, E., 1919. Remarques sur la faune trilobitique de l'assise des chistes et calcaires à Calceola sandalina du bord sud du Bassin de Dinant. Bull. soc. Belge de géol. **29**. Proc. verb. S. 52—55.
- Pruvost, P., 1914. Nouvelles découvertes d'Insectes fossiles dans le terrain houiller du Nord et du Pas de Calais. Ann. Soc. géol. du Nord. **43**. S. 282—295.
- Pruvost, P., 1914. Découverte de Leala dans le terrain houiller du Nord et du Pas de Calais. Observations sur le genre Leala et ses différentes espèces. Ann. Soc. géol. du Nord. **43**. S. 254—281. Taf. II. 7 Textf.
- Raymond, P. E., 1920. The appendages, anatomy and relationships of trilobites. Mem. Connecticut Acad. Arts and Sci. **7**. 169 S. 11 Taf, 46 Textf.
- Richter, R., 1920. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. 3. Beitrag: Über die Organisation von Harpes, einen Sonderfall unter Crustaceen. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **37**, Taf. 16 u. 17. 3 Textf.
- Ruedemann, R., 1918. The Phylogeny of the Acorn Barnacles. Proc. Nat. Acad. Sci. Washington, **4**. S. 382—384.
- Slocum, A. W., 1916. Trilobites from the Maquoketa beds of Fayette County, Iowa. Iowa Geol. Surv. **25**. S. 187—237. Taf. 14—19.
- Swinnerton, H. H., 1919. The Facial Suture of Trilobites. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 103—110. 2 Textf.
- Tillyard, R. J., 1918. Permian Insect Remains from Sydney, N.S.W. A Fossil Insect-Wing from the Roof of the Coal-seam in the Sydney Harbour Colliery. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. **43**. S. 260—264.
- Tillyard, R. J., 1918. Permian and Triassic Insects from New South Wales, in the Collection of Mr. John Mitchell. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. **42**. S. 720—756.
- Tillyard, R. J., 1917—1918. Mesozoic Insects of Queensland. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. **42**. S. 175—200, 676—692; **43**. S. 417—436, 568 bis 592.
- Wheeler, W. M., 1915. The Ants of the Baltic Amber. Schriften d. phys.-ökon. Ges. Königsberg. **55**. 1914. S. 1—141. 66 Textf.

10. Wirbeltiere.

- Bate, D. M. A., 1916. On a small collection of vertebrate remains from the Har Dalam Cavern, Malta; with note on a new species of genus Cygnus. Proc. Zool. Soc. London. 1916. S. 421—430. 2 Textf.
- Broili, F., 1921. Ein Fund von cf. Placerias Lucas in der kontinentalen Trias von Europa. Centralbl. f. Min. usw. S. 339—343. 2 Textf.

- Hay, O. P.**, 1920. Descriptions of some pleistocene vertebrates found in the United States. Proc. U. S. Nat. Museum. **58**. S. 83—146. Taf. 3—11. 4 Textf.
- Jakovlev, N. N.**, 1920. A contribution to the study of the primary factors in the evolution to the vertebral column. (Russ. m. engl. Res.) Trav. de la soc. des naturalistes de Pétrograd. **1**. 10 S. 5 Textf.
- Rovereto, C.**, 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. Anales Museo Nacional de Hist. Natur. de Buenos Aires. ***25**. 247 S. 4^o. 31 Taf. 92 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1917. A sketch contribution of the Pre-Jurassic Tetrapod Vertebrates. Proc. Zool. Soc. London. 1917. S. 167—186. 2 Textf.

11. Fische.

- Bassani, F.**, 1914. Sopra un Pesce fossile degli scisti calcareo-marnosi triasici del Galletto presso Laveno sul Lago Maggiore. Boll. R. Com. Geol. d'Italia. **44**. S. 101—105. 1 Taf.
- Bassani, F.**, 1914. Sopra un Pholidophorus del Trias superiore del Tinetto nel golfo della Spezia. Rendiconti R. Acad. dei Lincei, cl. sc. fis. **22**. S. 379—883. 1 Textf.
- Chapman, F.**, 1918. Descriptions and Revisions of the Cretaceous and Tertiary Fish-Remains of New Zealand. N. Z. Dept. of Mines. Geol. Surv. Branch. Pal. Bull. **7**. 47 S. 9 Taf. 2 Textf. 1 Karte.
- Dinkel, H.**, 1920. Untersuchung der Squatinen im Weißen Jura Schwabens. Inaug.-Diss. Tübingen 1917.
- d'Erasmio, G.**, 1914. Sui acuni avanci di Pesci triassici nella provincia di Salerno. Atti R. Acc. Sc. fis. e mat. Napoli. **16**. 12 S. 4 Textf.
- Freguelli, J.**, 1920. Notas sobre la ictiofauna terciaria de Entre Rios. Bol. Acad. Nacional Ciencias Córdoba. **24**. S. 3—26. 3 Taf.
- Jordan, D. St.**, 1919. Description of a new fossil fish from Japan. Proc. California acad. of sci. 4 ser. **9**. S. 271—272. Taf. 20.
- Kiaer, Joh.**, 1920. Fiskerester fra den devoniske sandsten paa Norges vestkyst. Bergens Museums Aarbok 1917—18 naturvid. raekke. **7**. S. 1—17. 1 Taf. 2 Textf.
- Rogers, J.**, 1919. Fossil Fishes in the Devonian Rocks of North Devon. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 100—103.
- Weiler, Wilh.**, 1920. Die Septarientonfische des Mainzer Beckens. Eine vorläufige Mitteilung. Jahrb. Nassau. Ver. f. Naturk. **72**. S. 2—15.
- Woodward, A. S.**, 1920. On the dentition of the Petalodont shark, Climatodus. Quart. Journ. Geol. Soc. **75**. S. 1—6. 1 Taf.

12. Amphibien und Reptilien.

- Andrews, C. W.**, 1919. Description of new species of Zeuglodon and a Leathery Turtle from the Eocene of Southern Nigeria. Proc. Zool. Soc. London 1919. S. 309—320. Taf. 1 u. 2. 3 Textf.

- Ballerstedt, M.**, 1920. Dinosaurierfährten im Wealdensandstein des Harri bei Bückeburg und eine z. Z. freiliegende Spur eines „vierfüßigen“ plumpen Dinosauriers. Z. d. deutsch. geol. Ges. Monatsb. **72**. S. 231 bis 233.
- Broom, R.**, 1914. Exhibition of the Skull of a new Thecodont Reptile from South Africa. Proc. Zool. Soc. London 1914. S. 1072—1077. 2 Textf.
- Broom, R.**, 1915. On the anomodont genera, *Pristerodon* and *Tropidostoma*. Proc. Zool. Soc. London 1915. S. 355—362. 4 Textf.
- Broom, R.**, 1915. On the Triassic Stegocephalians *Brachyops*, *Bothriceps* and *Lydekkerina*, gen. nov. Proc. Zool. Soc. London 1915. S. 363—368. 3 Textf.
- Broom, R.**, 1920. On some new Therocephalian Reptiles from the Karroo Beds of South Africa. Proc. Zool. Soc. London 1920. S. 343—356. 9 Textf.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1915. Stegocephalia of Senekal. Annals of the Transvaal Museum. **5**. S. 125—149. 9 Taf. 1 Textf.
- Hoepen, E. C. N. van**, 1916. Note on *Myriodon* and *Platycranium* (Namensänderung). Ann. Transvaal Museum. **6**.
- Huene, F. von**, 1920. Neue Beobachtungen an *Simosaurus* und ihre Verwertung zur Stammesgeschichte der Sauropterygier. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **23**. S. 206—209.
- Huene, F. von**, 1920. Systematische und genetische Betrachtungen über die Stegocephalen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **23**. S. 209—212.
- Huene, F. von**, 1920. Stammesgeschichtliche Ergebnisse einiger Untersuchungen an Trias-Reptilien. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. S. 159—163. 1 Taf. 1 Textf.
- Huene, F. von**, 1920. *Sclerosaurus* und seine Beziehungen zu anderen *Cotylosauriern* und zu den Schildkröten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. S. 163—166. 1 Textf.
- Huene, F. von**, 1921. Coelosaurier-Reste aus dem obersten Keuper von Halberstadt. Centralbl. f. Min. usw. S. 315—320. 6 Textf.
- Kurek, C.**, 1917. Die ehemalige Verbreitung der Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis* Lin.) in Schweden, Dänemark und den angrenzenden Ländern. Schwedisch m. deutsch. Res. Lunds Universitets Arsskrift. N. F. **13**. S. 1—129. 2 Taf. 1 Textf. 1 Karte.
- Lambs, L. M.**, 1920. The Hadrosaur *Edmontosaurus* from the Upper Cretaceous of Alberta. Geol. Surv. Canada. Mem. **120**. 79 S. 39 Textf.
- Lull, R. S.**, 1918. Fossil footprints from the Grand Canyon of the Colorado. Amer. Journ. Sci. New Haven. **45**. S. 337—346. Taf. I—III. 4 Textf.
- Lull, R. S.**, 1920. An Upper Carboniferous Footprint from Attleboro, Massachusetts. Amer. Journ. of Science. **50**. S. 234—236. 1 Textf.
- Lull, R. S.**, 1921. The cretaceous armored Dinosaur, *Nodosaurus textilis* Marsh. Amer. Journ. of Science. 5. Ser. **1**. S. 97—126. Taf. 1—4.
- Nopcsa, Fr.**, 1921. Zur systematischen Stellung von *Poposaurus* (Mehli). Centralbl. f. Min. usw. S. 348—349.
- Osborn, H. F. and Mook, C. C.**, 1920. Reconstruction of the skeleton of the Sauropod Dinosaur *Camarasaurus* Cope (*Morosaurus* Marsh). Proc. Nat. Acad. Sci. **6**. S. 15.

- Petronievics, Br.**, 1918. Comparison between the Lower Jaws of the Cynodont Reptiles *Gomphognathus* and *Cynognathus*. Proc. Zool. Soc. London. 1918. S. 197—208. 8 Textf.
- Reed, H. D.**, 1920. The morphology of the sound-transmitting apparatus in caudate Amphibia and its phylogenetic significance. Journ. of Morphology. **33**. S. 325—388. 6 Taf. 18 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1914. The *Deinocephalia*, an order of Mammal-like Reptiles. Proc. Zool. Soc. London. 1914. S. 749—786. Taf. 4 u. 5. 18 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1914. *Broomia perplexa*, gen. et sp. n., a fossil Reptile from South Africa. Proc. Zool. Soc. London. 1914. S. 995—1010. Taf. 6. 5 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1914. *Eunotosaurus africanus* Seeley, and the Ancestry of the Chelonia. Proc. Zool. Soc. London. 1914. S. 1011—1020. Taf. 7. 1 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1914. Notes on some carnivorous Therapsids. Proc. Zool. Soc. London. 1914. S. 1021—1038. 7 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1921. On *Eugyrinus wildi* (A. S. W.), a Branchiosaur from the Lancashire Coal-measures. Geol. Magazine. **58**. S. 70—74. 4 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1918. On *Seymouria*, the most primitive known reptile. Proc. Zool. Soc. London. 1918. S. 267—301. 15 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1914. *Procolophon trigoniceps*, a *Cotylosaurian* Reptile from South Africa. Proc. Zool. Soc. London. 1914. S. 735—747. 3 Taf. 5 Textf.
- Wieland, G. R.**, 1920. The long neck sauropod *Barosaurus*. Science, N. S. **51**. S. 528—530.

13. Vögel.

- Andrews, C. W.**, 1916. Note on the Sternum of a large carinate Bird from the (?) Eocene of southern Nigeria. Proc. Zool. Soc. London. 1916. S. 519—524. 4 Textf.
- Petronievics, Br. u. Woodward, A. Sm.**, 1917. On the Pectoral and Pelvic Arches of the British Museum specimen of *Archaeopteryx*. Proc. Zool. Soc. London. 1917. S. 1—6. Taf. 1.

14. Säuger.

- Adloff, P.**, 1916. Die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen. Eine Kritik der Dimertheorie von Bolk. Berlin, Meußner. 111 S. 2 Taf. 83 Textf.
- Andree, J.**, 1920. Rhinocerotiden aus dem Unterpliocän von Samos. Paläont. Zeitschr. **3**. S. 189—212. 3 Taf. 6 Textf.
- Antonius, H. O.**, 1920. Bemerkungen über einige Säugetierschädel von Sardinien. Koninkl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Versl. Gew. Vergad. Wis- en Natuurk. Afd. **29**. 7 S.
- Antonius, O.**, 1919. Die Abstammung der Hausrinder. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 781—789.

- Dietrich, W. O.**, 1919. Vergleichend kranilogische Bemerkungen über Mastodon Pentelici G. & L. Sitzber. Ges. naturf. Freunde, Berlin. 1. S. 45—61. 5 Textf.
- Fabiani, R.**, 1914. Cenni sugli avanzi di Mammiferi Quaternari posseduti dal Museo di Verona. Madonna Verona. 8. Nr. 23. S. 140—144. 2 Taf.
- Frenguelli, J.**, 1920. Apuntes sobre mamíferos fósiles Entrerrianos. Bol. Acad. Nacion. Ciencias Córdoba. 24. S. 27—54. 14 Textf.
- Gidley, J. W.**, 1920. Pleistocene peccaries from the Cumberland Cave deposit. Proc. U. S. Nat. Mus. 57. S. 651—678. Taf. 54—55, 13 Textf.
- Hay, O. P.**, 1917. Vertebrata, mostly from Stratum Nr. 3 at Vero, Florida, together with descriptions of new species. Ann. Rep. Florida state Geol. Surv. 9. S. 43—68. Taf. 3.
- Hay, O. P.**, 1917. On a collection of fossil vertebrates made by Dr. F. W. Cragin from the Equus beds of Kansas. The Kansas Univ. Sci. Bull. 10. S. 39—51. Taf. 1—3.
- Hay, O. P.**, 1920. Descriptions of some pleistocene vertebrates found in the United States. Proc. U. S. Nat. Mus. 58. S. 83—146. Taf. 3—11.
- Kaudern, W.**, 1918. Quartäre Fossilien aus Madagaskar. Zool. Jahrb. Abt. Systematik. 41. S. 521—533. 1 Taf. 6 Textf.
- Leche, W.**, 1915. Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebisses bei den Säugetieren. II. Zool. Jahrb. Abt. Systematik. 38. S. 275—370. 126 Textf.
- Lull, R. S.**, 1920. New Tertiary Artiodactyls. Americ. Journ. of Science. 50. S. 83—130. 1 Taf. 25 Textf.
- Matthew, W. D.**, 1921. A note on the Cernaysian mammal fauna. Amer. Journ. of Science. New Haven. 5. Ser. 1. S. 509—511.
- Pontier, G.**, 1914. Etude sur l'elephas primigenius de la vallée de l'Aa. Ann. Soc. géol. du Nord. 43. S. 30—89. 14 Textf.
- Remane, A.**, 1921. Zur Beurteilung der fossilen Anthropoiden. Centralbl. f. Min. usw. S. 335—339.
- Sera, G. L.**, 1920. La genèse de l'articulation secondère (squamosodentalis) de la mandibule et l'origine des mammifères. Giorn. per la Morpholog. dell Uomo e dei Primati. 3. S. 1—17. 5 Textf.
- Soergel, W.**, 1921. Die Planifrons-Frage. N. Jahrb. f. Min. usw. Beil.-Bd. 44. S. 460—514. 7 Textf.
- Stehlin, H. G.**, 1910. Über die Säugetiere der schweizerischen Bohnerzformation. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 30 S. 9 Textf.
- Teilhard de Chardin, P.**, 1914/15. Les Carnassiers des phosphorites du Quercy. Ann. de Paléontologie, Paris. 9. 90 S. 9 Taf. 13 Textf.
- Thorpe, M. R.**, 1920. New species of Oligocene (white River) Felidae. Americ. Journ. of Science. 50. S. 207—224.
- Thorpe, M. R.**, 1921. Two new fossil Carnivora. Amer. Journ. of Science. New Haven. 5. Ser. 1. S. 477—483. 5 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1920. Entelodonts in the Marsh Collection. Amer. Journ. of Science. 50. S. 244—445. Taf. III. 20 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1920. A Tiny Oligocene Artiodactyl, Hypisodus Alacer, sp. nov. Amer. Journ. of Science. 49. S. 391—398. 4 Textf.

- Troxell, E. L.**, 1921. The American Bothriodonts. Amer. Journ. of Science. 5. Ser. 1. S. 325—339. 7 Textf.
- Troxell, E. L.**, 1921. Palaeolagus, an extinct hare. Amer. Journ. of Science. 5. Ser. 1. S. 340—348. 20 Textf.
- Winge, H.**, 1915. Jordfundne og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Gumlernas indbyrdes slægtskab. Mus. Lund. Samf. af Afhandl. Kopenhagen. 3. II. 321 S. 42 Taf.
- Woodward, A. Sm.**, 1915. On the Skull of an extinct Mammal related to Aeluropus from a Cave in the Ruby Mines at Mogok, Burma. Proc. Zool. Soc. London. 1915. S. 425—428. Taf. 1. 1 Textf.
- Woodward, A. Sm.**, 1916. On a mammalian mandible (*Cimolestes cutleri*) from an Upper Cretaceous Formation in Alberta, Canada. Proc. Zool. Soc. London. 1916. S. 525—528, 1 Textf.
- Woodward, A. Sm. u. Smith, G. E.**, 1919. Discussion on the zoological Position and Affinities of *Tarsius*. Proc. Zool. Soc. London. 1919. S. 465—475. 1 Textf.

15. Mensch.

- Behm, H. W.**, 1914. Ein neuer Vormenschenfund. Prometheus. 25. S. 209 bis 211.
- Behm, H. W.**, 1914/15. Die Fossilmenschenfunde von Oldoway und Oberkassel. Prometheus. 26. S. 161—164.
- Boman, E.**, 1914—19. Encore l'homme tertiaire dans l'Amérique du Sud. Journ. Soc. des Américanistes de Paris. N. S. 11. S. 657—664. 1 Textf.
- Dubois, Eug.**, 1920. De proto-Australische fossiele mensch van Wadjak, Java. Ver. v. d. gew. Verg. d. wis-en natuurk. afd. der Kon. Akad. van Wetenschappen. 29. S. 88—105. 2 Taf.
- Keith, A.**, 1915/16. Lo schema dell'origine umana. Rivista di Antropologia, Rom. 20. 20 S. 5 Textf.
- Little, C. C.**, 1920. Origin of the supposed human footprints of Carson City, Nevada. Science, N. S. 51. S. 514.
- Rademacher, C.**, 1920. Der Piltdown-Fund und seine Bedeutung in der Entwicklungsgeschichte der Menschheit. Mannus. 11/12. S. 361—377. 3 Textf.
- Sergi, S.**, 1917/18. La mandibola di Bañolas. Rivista di Antropologia, Rom. 22. S. 311—315. 2 Textf.
- Sergi, G.**, 1917/18. Intorno a due scoperte paleoantropologiche. Rivista di Antropologia, Rom. 22. S. 307—310.
- Sergi, G.**, 1916/17. Su l'uomo fossile dell'Olmo (Provincia di Arezzo). Rivista di Antropologia. 21. S. 1—17. 6 Textf.
- Stolyhwo, K.**, 1915/16. La classificazione naturale dell'antropologia ed il suo rapporto colle scienze affini. Rivista di Antropologia, Rom. 20. 9 S. 1 Textf.
- Werth, E.**, 1921. Der fossile Mensch. 1. Teil. Berlin. Gebr. Borntraeger. 1. Zahlr. Textf.

16. Pflanzen.

- Bayer, E. u. Petrhopk, J.**, 1919. Ein Beitrag zur Phytopaläontologie des böhmischen Cenomans (Tschechisch). *Z. d. Mus. f. d. Kgr. Böhmen*. S. 74—83.
- Beck, R.**, 1920. Über *Protothamnopteris Baldaufi* nov. sp., einen neuen verkiezelten Farn aus dem Chemnitzer Rotliegenden. *Abh. math.-phys. Kl. Sächs. Ges. d. Wiss. Lpz.* **36**. 2 Taf. 8 Textf.
- Berry, Edw. W.**, 1917. Fossil plants from Bolivia and their bearing upon the age of uplift of the Eastern Andes. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **54**. S. 103—164. Taf. 15—18.
- Berry, Edward W.**, 1920. Fossil plants from the late cretaceous of Tennessee. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6**. S. 333—334.
- Bertrand, P.**, 1914. Les zones végétales du terrain houiller du Nord de la France, leur extension verticale par rapport aux horizons marins. *Ann. Soc. géol. du Nord.* **43**. S. 208—254.
- Bertrand, P.**, 1914. Remarques sur quelques *Sphenopteris* du terrain houiller du Nord de la France. *Ann. Soc. géol. du Nord.* **43**. S. 97—99.
- Bertrand, P.**, 1914. Etat actuel de nos connaissances sur les genres *Cladoxylon* et *Steloxylon*. *C. R. Assoc. franç. Av. Sci. (le Havre)*. S. 446 bis 448.
- Bertrand, P.**, 1914. Note sur la présence du *Sphenopteris Bäumléri* Andrae dans le terrain houiller d'Aniche et sur les veines renversées du midi de la fosse Dechy. *Ann. Soc. géol. du Nord.* **43**. S. 162—176. Taf. I. 1 Textf.
- Carpentier, A. u. Depape, G.**, 1914. Sur quelques *Sphenopteris* fertiles du westphalien du Nord de la France. *Ann. Soc. géol. du Nord.* **43**. S. 306—322. Taf. 4 u. 5. 2 Textf.
- Chaney, R. W.**, 1920. The flora of the Eagle Creek Formation. *Contributions from Walker Museum Chicago.* **2**. Nr. 5.
- Frentzen, K.**, 1921. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschlands. *Jahresb. u. Mitt. Oberrh. geol. Ver.* **N. F. 10**. S. 63—73. 5 Textf.
- Gothan, W.**, 1920. Neues über die Vervollkommnung der Mazerationsmethode bei kohligen fossilen Pflanzenresten und Kohlen. *A. d. Natur.* **16**. S. 321—330. 7 Textf.
- Hilbert, R.**, 1915. Über *Pinites Protolarix* Goeppert. *Schriften d. phys.-ökon. Ges. Königsberg.* **55**. 1914. S. 143—147. 3 Textf.
- Holtedahl, O.**, 1921. Occurrence of structures like Walcott's *Algonkian* Algae in the Permian of England. *Amer. Journ. of Science.* **5. Ser. 1**. S. 195—206. 8 Textf.
- Iwasaki, Ch.**, 1920. A fundamental study of Japanese coal. *Technol. Reports Tôhoku Imp. Univ. Sendai Japan.* **1**. S. 101—135. Taf. 1—8.
- Knowlton, F. H.**, 1919 (1920). A catalogue of the Mesozoic and Cenozoic plants of North America. *Bulletin U. S. Geological Survey.* Nr. 696. 815 S.
- Krystofowitsch, A.**, 1920. A new fossil palm and some other plants of the tertiary flora of Japan. *Journ. Geol. Soc. Tokyo.* **27**. Nr. 317. 20 S. Taf. 13—15.

- Moodie, Roy L., 1920. Thread molds and bacteria in the Devonian. *Science*, N. S. **51**, S. 14—15.
- Neuweiler, E., 1919. Die Pflanzenreste aus den Pfahlbauten am Alpenpaa in Zürich und von Wollishofen. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich*, **64**, S. 617—646.
- Pia, J., 1920. Die *Sphenoceras verticillatae* vom Karbon bis zur Kreide. *Abh. Zool. Bot. Ges. Wien*, **11**, 263 S., 8 Doppeltaf., 27 Textf.
- Potonić, R., 1920. Die ältesten Landpflanzen. Bryophyten oder Pteridophyten? *Naturw. Wochenschrift N. F.* **19**, S. 822—826.
- Procházka, J. Sv., 1919. Tertiäre Zapfen aus der Umgebung von Pilsen (Tschechisch). *Revue des städt. hist. Museums Pilsen*, S. 140—145.
- Scott, D. H., 1917. The Heterangium of the British coal-measures. *Linn. Soc. Journ. Bot.* **44**, S. 59—105, Taf. 1—4.
- Scott, D. H., 1918. Notes on *Calamopitys* Unger. *Linn. Soc. Journ. Bot.* **44**, S. 205—232, Taf. 6—8, 1 Textf.
- Scott, D. H., 1920. Studies in Fossil Botany. Vol. I. Pteridophyta. New Edition. London. A. & C. Black, 25-net. 1. S. XXIII u. 434. 8°. 190 Textf.
- Seward, Cl. C., 1919. Recent paleobotany in Great-Britain. *Science* N. S. **50**, S. 43—48.
- Seward, Cl. C. u. Sahni, B., 1920. Indian Gondwana plants: a revision. *Mem. Geol. Surv. India, Palaeontol. Indica*, N. S. **7**, 54 S., 7 Taf.
- Stopes, M. C., 1921. The missing link in *Osmundites*. *Annals of Botany*, **35**, S. 55—61, 1 Taf., 1 Textf.
- Trechmann, Ch. T., 1920. On a deposit of interglacial loess and some transported preglacial freshwater clays on the Durham Coast. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, **75**, S. 173—203, 4 Textf.
- Wieland, G. R., 1918. A study of some american fossil Cycads. Part. VIII. Notes on young floral structures. *Amer. Journ. Sci. New Haven*, **46**, S. 645—650, 1 Textf.
- Wieland, G. R., 1919. Classification of the Cycadophyta. *Amer. Journ. Sci. New Haven*, **47**, S. 391—406, 3 Textf.
- Wieland, G. R., 1919. The Needs of Paleobotany. *Science*, **50**, S. 68—69.
- Yabe, H., 1917. Geological and geographical distribution of *Gigantopteris* (with description of three asiatic species by Kanetaru Kawai). *Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. Sendai, Japan. Geology*, **4**, 12 S., 2 Taf.

17. Problematica.

- Andrée, K., 1920. Über einige fossile Problematica. 1. Ein Problematikum aus dem Paläozoikum von Battenberg an der Eder und das dasselbe beherbergende Gestein. *N. Jahrb. f. Min. usw.* S. 55—88, 1 Taf., 4 Textf.

New York Botanical Garden Library



3 5185 00289 2006

